Beiträge zur Zytologie der Verbenaceen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Helmut Patermann

aus Berlin-Schöneberg

Tag der Promotion: 10. V. 1935

Tag der Prüfung: 13. XII. 1934

1935

Druck: Triltsch & Huther, Berlin

221

Referenten:

Professor Dr. P. N. Schürhoff

Professor Dr. L. Diels

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550822_0158

Einleitung.

Ueber die Haploidgeneration der Verbenaceen liegen bisher nur Einzeluntersuchungen vor, die es nicht erlauben, ein endgültiges Urteil über die Verwertbarkeit der Haploidgeneration für die Systematik abzugeben. Insbesondere fehlt es an Material, um die verschiedenen Entwicklungstendenzen der haploiden Phase innerhalb der einzelnen Unterfamilien zu vergleichen und sie nach phylognetischen Gesichtspunkten zu ordnen, da die meisten Arbeiten nur die Gattung Verbena behandeln. Außerdem lassen die Untersuchungen von K a n d a (1920) über das Endosperm von Verbena angustifolia die Frage auftauchen, ob überhaupt die Stellung der Verbenaceen innerhalb der Reihe der Tubifloren vom zytologischen Standpunkt aus zu rechtfertigen ist, da K a n d a eine Endospermentwicklung schildert, die von der der Labiaten, die bisher unbestritten zu den nächsten Verwandten der Verbenaceen zählten, grundsätzlich abweicht.

Es soll deswegen in der vorliegenden Arbeit versucht werden, festzustellen, ob die Haploidgeneration der Verbenaceen sich nach einem einheitlichen Schema entwickelt, ob gewisse Abweichungen, insbesondere in der Haploidzahl und der Endospermbildung für die einzelnen Unterfamilien charakteristisch sind und ob die bisherige Anordnung der verschiedenen Tribus auch mit den Progressionen in der Haploidgeneration in Uebereinstimmung steht. Ueberdies soll festgestellt werden, ob sich diejenigen Angaben, die eine Umstellung in der Reihe der Tubifloren notwendig machen würden, aufrechterhalten lassen.

Zunächst ist es nötig, eine Uebersicht über die bisher erschienene Literatur zu geben. Die älteste Arbeit ist die von H o f m e i s t e r (1857) über Verbena officinalis, nach der die Endopermbildung zellulär verläuft. Es wird offenbar ein Mikropylarhaustorium gebildet, jedenfalls läßt folgende Bemerkung darauf schließen: „Das durch Teilung einer einzelligen Mutterzelle entstandene Eiweiß bleibt einfach spindelförmig, die zellenleere, vom langen Embryonalschlauche durchlaufene obere Hälfte des Embryosackes ohne Aussackung".

T r e u b (1884) beschreibt eine interessante Form der Endospermbildung bei Avicennia officinalis. Endosperm samt Embryo treten aus der Mikropyle in die Fruchthöhle hinaus. Eine einzige, einem Haustorium entsprechende Zelle verbleibt im Embryosack und durchwuchert zunächst den Nucellus, dann auch die Plazenta. Ferner stellt Treub fest, daß die überzähligen Makrosporen bis lange nach der Befruchtung erhalten bleiben. Sie liegen am Ausgang der Mikropyle und werden vom Pollenschlauch bei der Befruchtung umgangen.

K o o r d e r s (1896) schildert bei Tectona grandis die Bildung von großen „Saugblasen", die sich am unteren Teile des Embryoträgers befinden und mit diesen eng verwachsen sind.

Eingehendere Untersuchungen über mehrere Arten der Gattung Verbena veröffentlichte K a n d a (1920). Da die Ergebnisse seiner Arbeit starken Widerspruch hervorriefen und zu Nachuntersuchungen Anlaß gaben, sollen sie hier eingehender wiedergegeben werden.

K a n d a untersuchte Verbena angustifolia, V. stricta, V. hastata sowie einige Zwischenformen dieser Spezies. Er fand, daß die Pollenmutterzellen einer Anthere sich nicht gleichzeitig teilen, so daß die verschiedenen Phasen der Synapsis und der allotypischen Teilungen sich nebeneinander vorfinden. Die Haploidzahl beträgt 6, außer bei V. angustifolia, wo 4 Chromosomen gezählt wurden. Allerdings erfolgte die Zählung in der Kernspindel der Reduktionsteilung. Bei der homöotypischen Teilung kreuzen sich die Spindeln. Die Tetradenbildung erfolgt nach zwei verschiedenen Typen. Entweder bleibt ein Teil des Zytoplasmas der Pollenmutterzellen erhalten und bildet einen allmählich degenerierenden Wall um die Tetraden, oder aber, das gesamte Zytoplasma wird zur Tetradenbildung verwandt.

(Hier ist K a n d a insofern ein Irrtum unterlaufen, als er im ersteren Falle die verschleimende Membran der Pollenmutterzelle für einen Plasmarest ansah.)

S c h w e n c k e (siehe unten) weist an Hand der Kanda'schen Abbildungen darauf hin, daß von ihm zwei verschiedene Stadien der an sich einheitlichen Tetradenbildung versehentlich für zwei verschiedene Typen angesehen wurden.

Ueber die Art der Trennung der Pollen in der Tetrade werden nähere Angaben von K a n d a nicht gemacht. Die Pollen sind zweikernig.

Die Makrosporenmutterzelle unterscheidet sich durch Größe und größeren Nukleolus von den sie umgebenden Zellen. Aus ihr gehen durch zwei Teilungsschritte die vier Makrosporen hervor, die in einer Reihe hintereinander liegen. Die an der Chalaza befindliche entwickelt sich zum Embryosack, die anderen degenerieren. Während des Wachstums des Embryosackes löst sich die Nucellusepidermis bis auf eine Kappe am oberen Ende auf (doch weist S c h w e n c k e darauf hin, daß die Nucellusepidermis restlos resorbiert wird, und daß die Abbildung Fig. 26, die das Vorhandensein einer Kappe beweisen soll, lediglich Zellen des Integuments oberhalb des Tapetums darstellt).

Im reifen Embryosack verschmelzen die beiden Polkerne sogleich miteinander. Der sekundäre Embryosackkern wandert in die Nähe des Eiapparates und ist häufig im Kontakt mit der Eizelle. Die beiden Nukleolen behalten noch längere Zeit ihre Selbständigkeit. Es werden drei sehr kleine aber typische Antipoden ausgebildet.

Die Befruchtung ist nach K a n d a schwer zu beobachten, da nicht nur der Eiapparat durch die in ihm enthaltenen, stark färben-

den zytoplasmatischen Bestandteile schwer differenzierbar geworden ist, sondern auch Teile der „Nucelluskappe" durch den Pollenschlauch in den Embryosack mit hineingerissen werden (diese Behauptung läßt sich nach dem oben Gesagten nicht aufrecht erhalten).

Nach der Befruchtung wandert der primäre Endospermkern zur Mitte des Embryosackes. Nach der ersten Teilung folgt die Anlage einer Querwand, durch die das Endosperm in eine mikropylare und eine chalazale Zelle zerlegt wird. Der Kern der ersteren teilt sich mehrmals und erfüllt den mikropylaren Teil des Embryosacks mit einer großen Menge freier Kerne, die nachträglich von Wänden umgeben werden.

Die chalazale Zelle wächst stark und wird zu einem Haustorium. Ihr Kern, der in die Mitte gewandert ist, vergrößert sich, bleibt aber längere Zeit hindurch ungeteilt. In späteren Stadien jedoch gibt er zwei oder drei freie Kerne ab, die sich ebenfall stark vergrößern. Währenddessen füllt sich der mikropylare Teil weiter mit nunmehr zellulärem Endosperm, dehnt sich zur Chalaza zu aus und zwingt dadurch die Haustoriumzelle, sich an das antipodiale Ende zurückzuziehen. Dort verkleinert sie sich immer mehr und degeneriert schließlich völlig.

Wir haben es hier also nach K a n d a mit einem nukleären Endosperm mit Haustoriumbildung an der Chalaza zu tun. Nach dem ersten Teilungsschritt wird eine Querwand angelegt, d. h., die Endospermentwicklung erfolgt nach dem helobialen Typ.

Diese Angaben werden schon von D a h l g r e n (1923) bezweifelt, der auf das Unerwartete der K a n d a'schen Feststellungen hinweist und sich auf H o f m e i s t e r beruft, der für Verbena officinalis rein zelluläres Endosperm angibt.

Sehr eingehend befaßt sich S c h n a r f (1925 und 1929) mit den Untersuchungsergebnissen K a n d a s, die er deswegen für unwahrscheinlich hält, weil wegen der engen Verwandtschaft der Verbenaceen mit den Labiaten, die niemals den helobialen Typus der Endospermbildung aufweisen, dieser auch bei den Verbenaceen unwahrscheinlich sei. Und außerdem fehle der helobiale Typ nicht nur bei den Labiaten, sondern ganz allgemein in der Reihe der Tubifloren. Diese Angabe ist allerdings nicht zutreffend, da er bei den Borraginaceen (Echium plantagineum) vorkommt.

S c h n a r f untersuchte, da ihm Verbena angustifolia nicht zur Verfügung stand, Verbena officinalis und stellte fest, daß die Embryosackentwicklung dem Normaltyp der Angiospermen folgt: „Der Embryosack grenzt unmittelbar an das Integument, das denselben Bau besitzt wie bei den Labiaten. Es besteht aus einem mittleren Abschnitt, dessen Zellen klein sind und meristematischen Charakter haben, aus einem chalazalen und einem mikropylaren Teile, die beide aus größeren, plasmaärmeren, sich wohl später vergrößernden aber nicht mehr teilenden Zellen bestehen."

„Der achtkernige Embryosack, in dem bereits der Eiapparat deutlich ausgebildet ist, besteht aus einem mikropylaren, weiteren Abschnitt und einem engeren, von der Mantelschicht umgebenen Teile, zeigt also genau dieselben Verhältnisse, wie sie bei den Labiaten, Scrophulariaceen, Gesneriaceen und anderen gewöhnlich sind. An die Labiaten erinnert auch das Verhalten der Polkerne, die ziemlich früh verschmelzen und sich dann stets etwa in der Mitte des unteren, von der Mantelschicht umgebenen Abschnittes finden, wo auch die erste Teilung des Endospermkerns vor sich geht."

Die Endospermbildung setzt sofort zellulär und nicht helobial ein. „Der erste Teilungsschritt erfolgt unter Bildung einer quergestellten Wand. In dem unteren Teile kommt es zu einer Kernteilung; die so entstehenden beiden Kerne vergrößern sich stark und sind stark hypertrophiert. Es handelt sich also um ein Chalazahaustorium, wie es häufig bei den Labiaten, Scrophulariaceen, Plantaginaceen vorkommt. Die erste Teilung in der oberen Kammer konnte nicht beobachtet werden. Im oberen Teile des Embryosackes finden sich Synergiden, befruchtete Eizelle und Pollenschlauch."

In der ersten Arbeit sagt Schnarf nichts über Haustorienbildung, später gibt er jedoch an (Linsbauer: Handbuch der Pflanzenanatomie II. 2. 1929. S. 380): „Kleines mikropylares und zweikerniges chalazales Haustorium bei V. officinalis.

Die ausführliche Arbeit über die Haploidgeneration der Verbenaceen veröffentlichte Schwencke (1931). Da er nicht nur die Angaben Kandas über die Endospermbildung der Verbenaceen widerlegt, sondern darüber hinaus auch auf Grund seiner Untersuchungen von Arten anderer Unterfamilien zu phylogenetischen Schlüssen über Progressionen innerhalb der Familie kommt, so ist es erforderlich, genau auf seine Arbeit einzugehen.

Auch er untersuchte besonders eingehend die Endospermentwicklung und kommt dabei zu folgenden Resultaten: „Bei einem Vergleich der bisherigen Untersuchungen mit meiner eigenen ergibt sich zunächst eine Uebereinstimmung darin, daß ein einzelliges Archespor gebildet wird. Ferner entstehen durch die allotypischen Teilungen vier Makrosporen, von denen sich im allgemeinen die chalazale zum normalen achtkernigen Embryosack entwickelt. Eine Ausnahme fand ich jedoch bei Citharexylum ilicifolium, bei der sich die zweite Makrospore weiterentwickelt."

„In der Entwicklung des Endosperms weichen meine Befunde von denen Kanda's ab, da Kanda die Entwicklung des mikropylaren Haustoriums nicht beobachtete und für die obere Tochterzelle der ersten Endospermbildung nukleäre Weiterentwicklung beschrieb. Diese Befunde von Kanda sind auch durch Schnarf richtig gestellt worden, doch macht Schnarf über die Entwicklung des mikropylaren Haustoriums keine Angaben. Schnarf stellte ferner auch den von mir zuerst beschriebenen Entwicklungstypus des Endo-

sperms fest, während es mir gelang, gleichzeitig noch einen zweiten Entwicklungstypus zu beobachten."

„Entweder erfolgt zuerst eine Längsteilung der oberen Zelle, und darauf teilen sich beide Kerne gleichzeitig, so daß vier Zellen entstehen, je zwei übereinander. Die beiden oberen Zellen entwickeln sich dann zu einem kleinen Endospermhaustorium."

„Die Teilung in der mikropylaren Zelle kann aber auch in der Weise erfolgen, daß zuerst eine Querwand gebildet wird. Die Tochterzellen liegen also in diesem Falle übereinander und nicht nebeneinander. In der unteren Tochterzelle bildet sich dann bei der nächsten Teilung eine Längswand, während in der oberen Tochterzelle wieder eine Querwand gebildet wird. Das mikropylare Haustorium geht also in diesem Falle aus zwei übereinander gelegenen Teilen hervor. Diese Teilung zeigt sehr deutlich meine Abbildung Fig. 22. Wir sehen hier zuoberst die Eizelle mit den beiden degenerierenden Synergidenresten; darunter die obere Endospermzelle, in der sich gerade die Kernteilung vollzogen hat. Es ist hervorzuheben, daß diese Kern- und Zellteilung im oberen Teile dieser Zelle stattgefunden hat. Darunter sehen wir dann die mittlere Endospermzelle, die das eigentliche zelluläre Endosperm bildet und endlich einen Teil der Basalzelle, die sich zum Basalhaustorium entwickelt."

„Dieser Entwicklungsgang wird bestätigt durch die Abbildung Fig. 23; hier sehen wir die Eizelle, daneben die Reste der Synergiden, der obere Teil der Eizelle ist durch die stark gefärbten Reste des Pollenschlauches sehr intensiv sichtbar geworden. Die erweiterte Höhlung des Embryosackes wird von zwei übereinander gelagerten Zellen eingenommen, die das mikropylare Haustorium bilden. In beiden Zellen befinden sich die Kerne in Teilung, und in der unteren Zelle ist ein großer Phragmoplast ausgebildet, der darauf hindeutet, daß eine Zellwand angelegt wird."

„Bemerkenswerterweise haben wir es hier also mit einem Mikropylarhaustorium zu tun, welches aus mehreren einkernigen Zellen besteht, das also, gegenüber dem Labiatentypus, der mehrkernige Haustorialzellen besitzt, entschieden auf primitiverer Stufe steht. Auffallend ist auch, daß die Reihenfolge der Zellwandanlage noch variabel ist, während bei den Labiaten für die einzelnen Gattungen eine ganz feststehende Reihenfolge der Zellwandanlage fixiert ist."

„Besonderes Interesse verdient ferner die Endospermentwicklung bei Clerodendron ugandense. Es ergibt sich hieraus, und besonders noch aus den Untersuchungen von T r e u b (1882) über Avicennia officialis, daß die Verbenaceen in der Endospermentwicklung wesentliche Unterschiede zeigen, die ohne Zweifel für die verschiedenen Unterfamilien charakteristisch sind. Solange jedoch die Entwicklung der tropischen Arten nur unvollkommen bekannt ist, lassen sich die Befunde bisher nur mit größter Vorsicht systematisch verwerten. Immerhin dürften wir in der Endospermentwicklung von Avicennia officinalis den spezialisierteren Typus finden und dadurch auch zyto-

logisch die Anordnung dieser Unterfamilie (Avicennioideae) als zu Recht bestehend bestätigen."

„Ueber das chalazale Haustorium von Verbena officinalis herrschen kaum Differenzen. K a n d a gibt bereits die Abtrennung bei der ersten Teilung des Endosperms an und S c h n a r f berichtet über die Entstehung der Zweikernigkeit dieser Zelle. Auch das mikropylare Haustorium kommt nicht zu starker Entwicklung und ist meistens von nur kurzer Dauer."

„S c h n a r f gibt für die Endospermbildung von Verbena officinalis (Abbildung 6 seiner Publikation) an, daß über der Basalzelle drei Paare von Endospermzellen übereinander lägen. Aus der Abbildung könnte man entnehmen, daß das oberste Paar degeneriert sei. In Wirklichkeit bildet aber gerade dieses Paar das mikropylare Haustorium. Auch in S c h n a r f s Figur 7 ist von dem mikropylaren Haustorium nichts zu sehen. Trotzdem gibt er später (1929) an, daß ein mikropylares Haustorium gebildet wird."

„Ich möchte darauf hinweisen, daß die Zeichnungen mit der von mir zuerst als Type I für Verbena officinalis angeführten Typ übereinstimmen, wo also in der oberen Tochterzelle nach der ersten Endospermteilung eine Längswand angelegt wird."

„Andererseits stimmt die Abbildung 46 bei K a n d a mit meinem Typus II der Endospermbildung bei Verbena officinalis überein, da hier in der oberen Tochterzelle eine Kernteilung stattfindet, auf welche zweifellos eine Querteilung erfolgt."

Ueber die Haploidgrundzahl schreibt S c h w e n c k e: „Ich konnte bei Verbena officinalis, V. hastata, V. urticifolia die Haploidzahl feststellen, und zwar war sie jedesmal 6, ferner bei Callicarpa japonica 18, so daß die Zahl 6 als Grundzahl für die Verbenaceen angesehen werden muß. K a n d a gibt für Verbena angustifolia, von der mir Material leider nicht zur Verfügung stand, die Zahl 4 an, sagt aber selbst, daß die Zahl sehr schwierig festzustellen gewesen sei, da die Chromosomen äußerst dünn und klein sind. Ferner ergibt sich aus den Zeichnungen (Fig. 69/75) in K a n d a s Publikation, daß für die Zählung der Chromosomen von V. angustifolia nur die Reduktionsteilungsspindel zur Verfügung stand, während für die anderen untersuchten Verbena-Arten Diakinesestadien vorhanden waren, die sehr deutlich die Zahl 6 zeigen. Des weiteren wurde eine Zwischenform von Verbena hastata und V. stricta untersucht, die ebenfalls die Haploidzahl 6 hat. Nach Angaben von Kanda sollen auch Zwischenformen zwischen Verbena angustifolia und V. stricta und hastata bestehen, doch stand dieses Material nicht zur Verfügung."

„Man könnte nun annehmen, daß die Grundzahl tatsächlich 4 sei und daß die 6-Zahl aus der Kreuzung einer vier- und einer achtchromosomigen Art entstanden ist. Dem widerspricht aber, daß bei sämtlichen Verbenen, mit Ausnahme der von Kanda untersuchten V. angustifolia die Haploidzahl 6 enthalten ist und daß die von mir untersuchte Callicarpa japonica die Haploidzahl 18 besitzt. Es steht

außer Zweifel, daß auch auf Grund der geographischen Verbreitung die Verbenaceen mit der Haploidzahl 6 als gute Arten anzusehen sind und daß infolgedessen die Angabe von K a n d a über V. angustifolia auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen ist."

S c h w e n c k e faßt dann den Entwicklungsverlauf der männlichen Haploidgeneration wie folgt zusammen: „Die Teilung der Pollenmutterzelle erfolgt nach dem nukleären (simultanen, Dikotyledonen-) Typus, wie sich besonders aus der Lage der Spindeln und auch aus den Abbildungen von K a n d a ergibt. Es fragt sich nun noch, ob die Zellwandbildung nach dem Phragmoplasten- oder nach dem Furchungstypus erfolgt. Dieser Frage hat K a n d a keine Aufmerksamkeit geschenkt, da sie damals noch nicht zur Diskussion stand. Aber schon aus seinen oben zitierten Angaben, sowie aus seiner Abbildung Fig. 34 ist zu entnehmen, daß es sich um den Furchungstypus handelt. Tatsächlich wurde von mir der simultane Furchungstypus ausdrücklich festgestellt."

„Sämtliche Untersucher sind sich darüber einig, daß die reifen Pollenkörner nur zwei Kerne besitzen, während bei den Labiaten von S c h ü r h o f f (1928), W o l f (1929), L i e t z (1930) und L a w s (1930) dreikernige Pollenkörner festgestellt wurden. Ein Periplasmodium wird bei den Verbenaceen nicht gebildet, während z. B. bei Lavandula von L a w s auf ein, allerdings nur kurze Zeit bestehendes Periplasmodium hingewiesen wird."

„Vergleichen wir nunmehr die Befunde in der männlichen Haploidgeneration der Verbenaceen mit denen der Labiaten, so ergibt sich, daß die Verbenaceen in der männlichen Haploidgeneration auf einer etwas niedrigeren Entwicklungsstufe stehen, da sie noch nicht die Progression des dreikernigen Pollenkorns und eines, wenn auch nur recht primitiven Periplasmodiums erreicht haben."

Es sei abschließend noch kurz auf die Arbeit von N e m e č (1930) eingegangen, der über vielkernige Riesenzellen in den durch Heterodera verursachten Wurzelgallen von Clerodendron fragans berichtet. Die Zellen enthalten bis zu 16 Kerne. Die Kerne teilen sich karyokinetisch, doch sind die Teilungen sehr selten zu sehen. Später finden Kernverschmelzungen statt.

Das Thema zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. P. N. S c h ü r h o f f, dem ich auch an dieser Stelle für seine Anregungen und seine ständige Hilfsbereitschaft meinen ergebensten Dank ausspreche.

Das Material stammte teilweise aus dem Botanischen Garten Buitenzorg, Java, teils wurde es von mir in den Gewächshäusern und im Freigelände des Botanischen Gartens Berlin gesammelt. Dabei mußte ich die bereits von S c h w e n c k e gemachte Beobachtung bestätigen, daß die in den Tropen wachsenden Exemplare im hiesigen Klima nicht befruchtet werden.

Die Fixierung erfolgte in Carnoys Lösung, mit der ich sehr gute Ergebnisse erzielte. Eingebettet wurde in Paraffin vom Schmelz-

punkt von 45 Grad. Dadurch erreichte ich, daß beim Mikrotomschneiden gut aneinander haftende Schnittbänder erzielt wurden. Allerdings müssen hierbei die Präparate nach dem Befestigen auf dem Objekttisch des Mikrotoms gut gekühlt werden, um ein Festhaften des Paraffins an dem Messer zu verhüten. Es genügt völlig, wenn man den Objekttisch 2—3 Minuten lang in Wasser von etwa 10—11° bringt. Für einige Präparate, die besonders hart und spröde waren, mußte jedoch Paraffin vom Schmelzpunkt von 52° verwendet werden, da sie sonst beim Schneiden aus dem Schnittband heraussprangen. Für die jüngeren Stadien sowohl der männlichen als auch der weiblichen Haploidgeneration wurde eine Schnittdicke von 5 μ, für die älteren eine von 10 μ gewählt.

Canadea aubletia.

Männliche Haploidgeneration.

In dem mir vorliegenden Material waren die jüngeren Stadien der männlichen Haploidgeneration nicht zu beobachten. Der reife Pollen besitzt im Querschnitt annähernd die Gestalt eines Dreiecks, an dessen Spitzen man die Austrittsstellen des Pollenkorns als wulstförmige Vorwölbungen, an denen die Exine reduziert ist, erkennt. Die Exine ist dünn und hebt sich scharf gegen das Innere des Pollens ab. Eine besondere Gliederung ist an ihr nicht zu erkennen. Im Inneren des Pollenkorns, das dicht mit Zytoplasma gefüllt ist, liegen nebeneinander der vegetative Kern und die Antheridiummutterzelle. Die letztere hat sich vom Zytoplasma des Pollenschlauchkerns abgegrenzt und ist von spindelförmiger Gestalt.

Das Tapetum ist in diesem Stadium naturgemäß schon fast völlig resorbiert. Man erkennt in jeder Zelle noch die Reste zweier Kerne, die wandständig liegen, sowie im Inneren eine große Vakuole, während das Zytoplasma bereits verschwunden ist. Die Zellen haben sich nicht von der Wand abgelöst.

Zwergpollen wurden nicht beobachtet.

Weibliche Haploidgeneration.

Erst nachdem die Pollen völlig reif sind, beginnt die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration. Aus dem einzelligen Archespor geht ohne Abgabe einer Schichtzelle die Embryosackmutterzelle hervor, die ziemlich lange im präsynaptischen Stadium verharrt und ihre Entwicklung erst dann fortsetzt, wenn die Pollen aus den Antheren entlassen sind. Im Stadium der Synapsis ragt die von der Nucellusepidermis umgebene Makrosporenmutterzelle höckerförmig aus dem sie umgebenden Integument hervor. Der Nukleolus liegt in der Mitte des Kerns, an ihn angeschmiegt das Fadenknäuel, das auch im Pachynemastadium das Kernkörperchen an Ausdehnung bedeutend übertrifft. Es folgt die Diakinese, in der 6 Chromosomen auftreten. Die Chromosomen sind langgestreckt und dünn. Im Geministadium sind die zusammengehörenden Paare deutlich voneinander getrennt. In rascher Folge werden nunmehr die allotypischen Teilungen durchlaufen und die vier Makrosporen gebildet, deren chalazale, die schon durch ihre besondere Größe auffällt, sich weiterentwickelt. Die drei anderen dagegen degenerieren so schnell, daß schon nach Bildung des zweikernigen Embryosackes nichts mehr von ihnen zu sehen ist. Währenddessen ist die Nucellusepidermis degeneriert und das Integument soweit auseinandergewichen, daß Raum geschaffen ist für die Bildung des Embryosackes. Nachdem zunächst die chalazale Makro-

spore zweikernig geworden ist, trennen sich die Kerne und bilden zwischen sich die Vakuole. Der nächste Teilungsschritt führt zur Bildung des vierkernigen Embryosackes. Die Kerne an der Mikropyle liegen nebeneinander, die an der Chalaza hintereinander. Bemerkenswerter Weise teilt sich hierbei der an der Mikropyle gelegene Kern früher als der chalazale (Abb. 1). Man kann infolgedessen zuweilen als Uebergangsstadium das Auftreten eines dreikernigen Embryosacks beobachten.

Ob der nun folgende Teilungsschritt ebenfalls nicht gleichzeitig erfolgte, ließ sich aus dem vorhandenen Material nicht feststellen, doch scheint die mehrmals wiederholte Beobachtung von 8 im Ruhestand befindlichen Kernen, je 4 an der Mikropyle und der Chalaza, dagegen zu sprechen.

Die 8 Kerne differenzieren sich jetzt in Eizelle und Synergiden, Polkerne und Antipoden. Die Antipoden sind klein und degenerieren unmittelbar nach der Befruchtung. Zwei von ihnen liegen nebeneinander, die dritte unter ihnen, sodaß die Antipoden etwa das Aussehen einer mit der Spitze nach unten zeigenden Pyramide haben. Die beiden Polkerne treffen sich in der Mitte des Embryosacks, bleiben nebeneinander liegen und vereinigen sich erst nach Eindringen des Pollenschlauchs. Durch eine quer verlaufende Plasmabrücke wird dabei die Vakuole in einen chalazalen und einen mikropylaren Teil getrennt. Am Eiapparat fallen die Synergiden durch ihre Ausdehnung und ihre dabei verhältnismäßig kleine Vakuole auf. Bei der Befruchtung dringt der Pollenschlauch in eine der Synergiden ein, die dadurch zerstört wird, während die andere noch längere Zeit erhalten bleibt. Einer der generativen Kerne vereinigt sich mit der Eizelle, der zweite mit dem sekundären Embryosackkern. Die befruchtete Eizelle verharrt zunächst im Ruhezustand. Die Entwicklung des Endosperms beginnt sofort nach dem zellulären Typ. Nach der ersten Teilung wird eine Querwand angelegt. Durch fortgesetzte Zellteilung, verbunden mit Bildung von Quer- und Längswänden, wird ein vielzelliges Endosperm angelegt. Dabei tritt eine gewisse Differenzierung in der Anordnung insofern auf, als im oberen Teil nur immer zwei Zellen nebeneinander liegen, an der Chalaza jedoch sich ein Zellkomplex bildet. Am chalazalen Ende wird ein zweikerniges Haustorium angelegt, deren Kerne hintereinander angeordnet sind (Abb. 2). Das chalazale Haustorium dringt in kürzester Zeit bis zur Endigung der Leitbündel des Funiculus vor. Die Stelle, wo das Leitbündel endet, ist gekennzeichnet durch ein sehr kleinzelliges Gewebe mit scharf hervortretenden Zellwänden und besonders kleinen Kernen. Das Haustorium dringt bis etwa in das Zentrum dieses Gewebekomplexes ein, sodaß seine Basis ringsum becherförmig von diesem umschlossen wird. Infolgedessen haben die chalazalen Zellen eine strahlige Anordnung um das Haustorium herum.

Die Zellen des Integuments lösen sich an der Mikropyle allmählich auf, die Kerne verschwinden, das Plasma wird schleimig und

vakuolenreich. Die Färbung ist bräunlich gelb und sticht deutlich gegen die schwarze Färbung der anderen Teile des Embryosacks ab. In diese degenerierenden Zellen wachsen die Endzellen des Endosperms, die haustoriale Funktionen übernehmen, hinein, während gleichzeitig der Embryo bis etwa zur Mitte des Endosperms vorrückt. Doch degeneriert das mikropylare Haustorium frühzeitig, wohingegen das chalazale, mit den Leitbündeln in Verbindung stehende, sich länger erhält.

Lantana trifolia L.

Männliche Haploidgeneration.

Die Untersuchung des männlichen Haplonten zeigt, daß die Pollenmutterzellen im Stadium der Synapsis sehr klein bleiben und die Zellen der Epidermis und Faserschicht der Antheren an Größe nur wenig übertreffen. Den Tapetenzellen stehen sie an Umfang weit nach. Im typischen Syanpsisstadium besitzen sie ein enges, in seinen Windungen nicht erkennbares Fadenknäuel, dem der Nukleolus aufliegt. Die Zellen sind dicht mit Zytoplasma gefüllt.

Bevor nun die Mikrosporenmutterzellen zur Diakinese übergehen, lösen sie sich unter bedeutender Volumenvermehrung voneinander ab, sodaß sie frei im Antherenfach liegen. In der Diakinese konnten durch mehrere Zählungen 24 Chromosomen sicher festgestellt werden (Abb. 3). Im Geministadium sind die Chromosomen teils V-förmig miteinander verbunden, teils paarweise aneinander gelegt. Wegen ihrer Kleinheit und ihres geringen Abstandes voneinander ist die Paarigkeit meist nicht erkennbar.

Es folgen die allotypischen Teilungen, die sehr rasch verlaufen (Abb. 4—5). Deshalb kann man gewöhnlich in einem einzigen Antherenfach alle Stadien vom Beginn der Reduktionsteilung bis zur Vierkernigkeit der Pollenmutterzellen beobachten. Die Spindel der heterotypischen Teilung wird sehr breit angelegt und füllt die Hälfte der ganzen Zelle aus, die Spindeln der homöopathischen Teilung hingegen sind erheblich schmaler. Sie liegen parallel zueinander an der Peripherie, einen bedeutenden Zwischenraum zwischen sich lassend. Es war völlig unmöglich, in diesen Stadien die Chromosomen zu zählen, da sie so eng aneinander gepreßt sind, daß sie fast wie eine homogene Masse wirken. (Es muß auf die Schwierigkeit der Chromosomenbestimmung während der allotypischen Teilungen besonders aufmerksam gemacht werden, da K a n d a in diesem Stadium bei V. angustifolia vier Chromosomen gezählt haben will, während durch alle folgenden Untersuchungen die Zahl der Chromosomen sämtlicher Verbenaceen zu 6 oder einem Vielfachen davon bestimmt wurde.)

Die Tetradenteilung vollzieht sich nach dem simultanen Furchungstypus. Die Pollen verbleiben noch eine Zeit lang im Tetradenverband, bis die Membran der Pollenmutterzelle sich auf-

gelöst hat (Abb. 6), Ihre Kerne liegen jetzt genau in der Mitte, dann gehen die Pollen unter starkem Wachstum in das Faltungsstadium über, in dem sie die Exine auszubilden beginnen. Beim Uebergang vom Faltungs- zum Vakuolen-Stadium wird die Antheridiummutterzelle abgegeben. Beide Kerne befinden sich, von Zytoplasma umgeben, an der Pollenwand, während sich im Innern des Pollens eine große Vakuole befindet. Im Lauf der fortschreitenden Entwicklung wird diese vom Plasma ausgefüllt. Unterdessen ist die Exine dünner geworden und läßt in einzelnen Verdünnungen die Austrittsstellen des Pollenschlauchs erkennen. Der reife Pollen ist im Querschnitt kreisrund.

Das Tapetum beginnt seine Entwicklung im Synapsisstadium der Pollenmutterzellen. Die Zellen werden durch Mitose zweikernig, doch zeigen die Kerne jetzt schon starke Degenerationserscheinungen. Sie bilden keinen Nukleolus aus, lassen vielmehr deutlich eine Trennung von Linin- und Chromatinsubstanz erkennen. Unter Vakuolenbildung setzt nunmehr eine bedeutende Größenzunahme der Zellen ein, welche sich bald hierauf von der Antherenwand ablösen und das Innere der Anthere als ein zunächst geschlossener Ring umgeben, dann aber sich voneinander trennen und einzeln oder in kleinen Zellkomplexen zwischen die Pollen wandern. Da sie aber ihre Individualität nicht aufgeben, handelt es sich hier keineswegs um eine Periplasmodium. Schließlich zerfallen die Kerne und der Zellinhalt wird allmählich resorbiert. Die Degeneration ist erst verhältnismäßig spät, d. h. wenn der Pollen völlig reif ist, beendet.

Weibliche Haploidgeneration.

Der weibliche Haplont beginnt seine Entwicklung erst, wenn die Pollen in das Vakuolenstadium eingetreten sind. In den jüngeren Stadien ist die Makrosporenmutterzelle nur etwa 2—3mal so groß wie die Zellen des Nuzellus. Das Archespor ist einzellig. Der Nuzellus ragt über die Anlage des Integuments hinaus.

Die Embryosackmutterzelle schreitet unter weiterer Vergrößerung zur Diakinese. Die Zahl der Chromosomen war in der weiblichen Haploidgeneration nicht einwandfrei zu bestimmen. Die Chromosomen sind im Geministadium teils X- oder V-förmig miteinander verknüpft, teils paarig angeordnet. Der Nukleolus ist völlig resorbiert.

Es folgen unter gleichzeitiger Desorganisation der Nuzellusepidermis die allotypischen Teilungen, die sehr rasch zu verlaufen scheinen, da sie trotz des in ausreichender Menge vorhandenen Materials nicht zur Beobachtung gelangten. Aus ihnen geht die Makrosporentetrade hervor, die stets so gelagert ist, daß die vier Makrosporen in einer Reihe hintereinander liegen. Die an der Chalaza liegende wird zum einkernigen Embryosack, die anderen degenerieren rasch, indem zunächst der Inhalt gleichmäßig tief schwarz gefärbt wird. Darauf verlieren ihre Konturen an Schärfe

und die Ränder werden körnig. Allmählich werden sie von außen nach innen zu resorbiert. Die Resorption ist bereits im Zweikernstadium des Embryosacks beendet. Mittlerweile hat sich das Integument über dem Nuzellus bis auf die Mikropyle geschlossen.

Der Embryosack entwickelt sich in normaler Weise. Zu erwähnen ist noch, daß im Vierkernstadium die Kerne so gelagert sind, daß die chalazalen hintereinander, die mikropylaren nebeneinander liegen. Zwischen ihnen hat sich eine Vakuole gebildet. Im reifen Embryosack liegt am mikropylaren Ende die Eizelle mit den beiden nicht sehr großen Synergiden, die dicht mit Zytoplasma gefüllt sind und an ihrem unteren Ende eine kleine Vakuole haben. Nicht weit davon, d. h. also im oberen Teile des Embryosacks liegen die beiden Polkerne, die hintereinander angeordnet sind, und erst nach Eindringen des Pollenschlauches miteinander verschmelzen. Die drei kleinen, rasch degenerierenden Antipoden befinden sich am chalazalen Ende, und zwar liegen sie so, daß zwei von ihnen nebeneinander an der Chalaza, die dritte über ihnen zum Innern des Embryosacks zu gelagert ist.

Der Pollenschlauch dringt bei der Befruchtung in eine der beiden Synergiden ein, diese zerstörend, während die andere noch lange Zeit hindurch erhalten bleibt. Einer seiner Kerne kopuliert mit der Eizelle, der andere mit den inzwischen verschmolzenen Polkernen. Die Endospermentwicklung erfolgt nach dem zellulären Typ. Die ersten Teilungen kamen leider nicht zur Beobachtung. In späteren Stadien lagen etwa 8 Zellen hintereinander und je 2 nebeneinander, sodaß das Endosperm aus 2 Zellsträngen besteht. Ein Zellkomplex, wie er sonst häufig am Basalteil auftritt, wird nicht gebildet. Sowohl am chalazalen als auch am mikropylen Ende bilden sich Haustorien, die beide zweikernig sind. Das Mikropylarhaustorium ist nur schwach ausgebildet, kurz und mit wenig Zytoplasma versehen. Das chalazale Haustorium hingegen zeigt durch seine Länge und seinen Plasmareichtum an, daß ihm die Hauptaufgabe bei der Ernährung des jungen Embryos zukommt. Es dringt bis nahe zu den Endungen der Leitbündel des Funikulus vor, wo sich ein Gewebe findet, das durch die Vergrößerung und erhöhte Tinktionsfähigkeit seiner Kerne eine verstärkte physiologische Tätigkeit erkennen läßt.

Stachytarpheta cayennensis Rich.

Männliche Haploidgeneration.

Die männliche Haploidgeneration zeichnet sich dadurch aus, daß nur 4 in einer Reihe hintereinander gelegene Mikrosporenmutterzellen gebildet werden, diese jedoch eine außerordentliche Größe, etwa das Zehnfache der Größe einer Pollenmutterzelle anderer Verbenaceen erreichen. Von diesen 4 Mikrosporenmutterzellen bildet dann nur eine einzige 4 normale Pollen aus, während die

anderen zwar noch bis zum Tetradenstadium gelangen, dann aber der Degeneration anheimfallen. Auch die Tapetenzellen werden in nur geringer Zahl, aber ungewöhnlicher Größe angelegt.

Im Stadium der Synapsis dehnt der Kern der Pollenmutterzelle sich so, daß er nahezu die Hälfte der Zelle ausfüllt. Er wird von sehr dichtem Zytoplasma umgeben. Das Kernkörperchen liegt genau in der Mitte des Lumens, das Fadenknäuel ist wandständig. Noch im Pachynemastadium ist es so locker, daß man die Windungen des Fadens deutlich verfolgen kann. In diesem Zustand verharren die Pollenmutterzellen verhältnismäßig lange Zeit, wie man aus dem häufigen Vorkommen der Synapsis sowie aus der Tatsache, daß die Tapetenzellen unterdessen einen großen Teil ihrer Entwicklung durchlaufen, entnehmen kann.

Es folgt die Diakinese, in der die Haploidzahl 24 ermittelt werden konnte (Abb. 7). Die Chromosomen sind klein, nahezu punktförmig. Das Kernkörperchen bleibt noch im Geministadium deutlich sichtbar. Während der Reduktionsteilung wird eine lange, dünne Spindel gebildet. Die Chromosomen liegen dicht nebeneinander und überdecken sich teilweise.

Anschließend kommt es zur homoeotypischen Teilung. Unmittelbar hierauf zerfallen 3 der 4 ursprünglich angelegten Pollenmutterzellen. In ihnen werden nach Beendigung der homoeotypischen Teilung die Kerne nicht mehr normal ausgebildet, ihr Lumen vielmehr abnorm vergrößert und mit einzelnen Chromatinklumpen angefüllt. Bald darauf zerfallen die Kerne völlig, das Zytoplasma verliert seine Struktur, wird schleimig und löst sich auf (Abb. 8).

Die übriggebliebene vierkernig gewordene Pollenmutterzelle schreitet jetzt zur Tetradenbildung. Die Kerne liegen regelmäßig verteilt an der Peripherie (Abb. 9). Von einem Phragmoplasten ist zunächst nichts zu erkennen, die Verbindungsfäden der Kerne sind zerfallen. Nun beginnt aber nach dem „simultanen Furchungstyp" die Einschnürung des Plasmas von der Peripherie her, während gleichzeitig im Zentrum ein dreizipfliger Spalt auftritt, der darauf schließen läßt, daß auch von der Mitte aus Wandbildung einsetzt. Die Pollen bleiben zunächst noch im Tetradenverband, bis die Membran der Pollenmutterzelle resorbiert ist, was verhältnismäßig lange dauert. Sobald sie sich voneinander abgelöst haben, vergrößern sie ihr Volumen bedeutend und bilden die Exine aus, zunächst in Form kleiner Verdickungen der Zellwand, die ringförmig den Pollen umziehen. Hierauf entsteht unter weiter Größenzunahme die Vakuole. Bei Beginn der Vakuolenbildung wird die Antheridiummutterzelle abgegeben. Beide Kerne liegen von Plasma umgeben an der Peripherie. Die Exine wird dünner, gleichzeitig füllt sich die Vakuole dicht mit Zytoplasma. Sobald sie gänzlich verschwunden ist, wandert der Pollenschlauchkern, gefolgt von der Antheridiummutterzelle, in das Innere des Pollenkerns. Die Letztere ist durch eine Hautschicht vom umgebenden Plasma abgegrenzt und nimmt spindelförmige Gestalt an.

Der reife Pollen ist im Querschnitt etwa dreieckig. Er ist mit zahlreichen warzenförmigen Ausstülpungen bedeckt. Niemals konnten mehr als 4 Pollen in einer Anthere gefunden werden.

Die Entwicklung des Tapetums setzt im Synapsisstadium der Mikrosporenmutterzelle ein. Zunächst werden die Zellen durch Mitose zweikernig, dann vergrößern sich Zellen und Kerne außerordentlich, das Plasma bildet Vakuolen, die bald unter Resorption des Plasmas das Zellinnere ausfüllen, ohne daß sich die Wand zunächst auflöst. Die Kerne, die am spätesten zu degenerieren beginnen, zeigen ein großes Lumen, in dessen Inneren eine Trennung von Linin und Chromatin stattgefunden hat. Es macht fast den Eindruck, als ob die Kerne kurz vor einer weiteren Teilung stünden. Möglicherweise kann man dies Verhalten als Uebergang vom zwei- zum vierkernigen Tapetum deuten.

Während der Degeneration, die erst nach vollendeter Reife der Pollen beendet ist, lösen sich die Zellen nicht von der Antherenwand ab.

Weibliche Haploidgeneration.

Sobald in den Pollenmutterzellen die allotypischen Teilungen beginnen, setzt die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration ein. Die einzige Archesporzelle wird ohne Abgabe einer Schichtzelle direkt zur Embryosackmutterzelle, die sehr lange im Stadium der Synapsis verbleibt und erst dann zur Weiterentwicklung gelangt, wenn der Pollen ausgereift ist. Im Gegensatz zu dem Synapsisstadium der männlichen Haploidgeneration, in dem die Pollenmutterzelle eine bedeutende Größe erlangt, besitzt die Makrosporenmutterzelle das für die Verbenaceen typische Aussehen. Das Archespor ragt höckerförmig aus dem umgebenden Integument hervor. Das Kernkörperchen des Embryosackmutterzellkerns liegt in der Mitte, das Fadenknäuel ist ihm aufgelagert.

Die Stadien der Diakinese und der allotypischen Teilungen werden sehr rasch durchlaufen. Trotz des in reichlicher Menge vorliegenden Materials kamen sie deshalb nur selten zur Beobachtung. Aus den allotypischen Teilungen gehen die 4 Makrosporen hervor, die in einer Reihe hintereinander liegen. Die Chalazale zeigt schon durch ihre Größe an, daß sie sich allein weiter entwickelt. Durch Auseinanderweichen des Integuments und Verschwinden der Nucellusepidermis wird Raum geschaffen für die Bildung des Embryosacks, der normales Aussehen besitzt. Im Zustand der Reife besteht er aus den 3 sehr kleinen, hintereinander liegenden Antipoden, den 2 ebenfalls hintereinander in der Mitte des Embryosacks liegenden Polkernen und der Eizelle mit den Synergiden. 2 durch eine Plasmabrücke getrennte Vakuolen trennen die Antipoden vom Eiapparat.

Im vierkernigen Stadium des Embryosacks entwickelt sich die innerste Schicht des Integuments zu einem Tapetum, in dem die Zellen in ihrer Längsrichtung sich senkrecht zur Nucellushöhle stellen

und sich dichter mit Zytoplasma füllen. Aber nur die die Mitte des Embryosacks umgebenden Zellen zeigen diese Veränderung, während die an der Chalaza und der Mikropyle gelegenen ihre ursprüngliche Form beibehalten (Abb. 10).

Der reife Embryosack ist im unbefruchteten Stadium nur kurze Zeit lebensfähig und degeneriert rasch. Befruchtung war im vorliegenden, aus dem Treibhaus stammenden Material nur in wenigen Fällen zu beobachten. Deshalb waren leider gerade die jüngeren Stadien der Endospermentwicklung nicht zu sehen. In älteren Stadien zeigt das Endosperm die normale zelluläre Form mit chalazalen und mikropylaren Haustorien. Beide Haustorien sind zweikernig und ziemlich kurz. Ihre Kerne liegen hintereinander an der Basis. Der mittlere Teil des Endosperms wird von 8 paarweise hintereinanderliegenden Zellen gebildet. Vom Beginn der Endospermentwicklung ab ist in den Zellkernen nur ein Nukleolus zu sehen. Die Weiterentwicklung der befruchteten Eizelle setzt erst verhältnismäßig spät ein. Ob die Haustorien vierkernig werden, ließ sich nicht feststellen (Abb. 11).

Stachytarpheta indica L.

Männliche Haploidgeneration.

Die Entwicklung der männlichen Haploidgeneration erfolgt bei Stachytarpheta indica in derselben Weise wie bei St. cayennensis. Auch hier finden wir die Reduktion der Mikrosporen-Mutterzellen auf 4 bei gleichzeitiger abnormer Vergrößerung (Mikrophoto 2) und weiterhin die Degeneration eines Teiles von ihnen im Tetradenstadium. Das Tapetum entwickelt sich ebenfalls analog dem von Stachytarpheta cayennensis.

Im Querschnitt des Antherenfaches liegen die Pollenmutterzellen in einer Reihe hintereinander, umgeben von den Tapetenzellen. Sie sind im Stadium der Synapsis dicht mit Plasma erfüllt. Das Lumen ihres Kerns ist stark vergrößert und zeigt einen zentral gelegenen Nukleolus. Zwischen diesem und der Kernwand liegt das Fadenknäuel.

Im Synapsisstadium verbleiben die Mikrosporenmutterzellen lange Zeit im Ruhestand, während die Anthere sich vergrößert und die Ausbildung des Tapetums weiter fortgesetzt wird. Um so schneller verlaufen die folgenden Entwicklungsphasen. Deshalb konnten trotz des in großer Menge vorliegenden Materials Diakinese und allotypische Teilungen nur selten beobachtet werden. Die Feststellung der Haploidzahl erwies sich als unmöglich, da wegen der Größe des Kerns die zu untersuchenden Objekte auf 2—3 Schnitte verteilt waren. Auch im Stadium der Reduktionsteilung war die Zahl der Chromosomen nicht zu ermitteln, da sie sich in der langgestreckten dünnen Spindel teilweise überdecken.

Die Pollenmutterzellen schreiten nunmehr zur homoeotypischen Teilung. Noch vor Ausbildung der Tetraden degenerieren jedoch stets 2 der Pollenmutterzellen. Ihr Inhalt wird schwarz und körnig, zeigt keinerlei Differenzierung mehr und wird bald resorbiert. Es verbleiben demnach in jeder Zelle nur noch 2 Tetraden (bei St. cayennensis nur eine), aus denen sich in normaler Weise die Pollen entwickeln. Es werden also in jedem Antherenfach 8 Pollen gebildet. Die Trennung der Pollen aus dem Tetradenverband erfolgt nach dem „simultanen Furchungstyp". Ob auch hier die Wandbildung gleichzeitig zentripetal und zentrifugal erfolgte, konnte leider nicht festgestellt werden. Die jungen Pollen verbleiben noch eine Weile im Tetradenverband, bis die Membran der Pollenmutterzelle sich aufgelöst hat. Sobald sie frei im Antherenfach liegen, beginnen sie sich abzurunden und die Vakuole auszubilden. Gleichzeitig setzt die Entwicklung der Exine ein. Diese beginnt mit der Ausbildung knötchenförmiger Verdickungen der Zellwand, die schließlich den ganzen Pollen umziehen. Die Exine wird später sehr dick und hebt sich scharf vom Zellinhalt ab. Eine besondere Gliederung war an ihr nicht zu erkennen.

Im Vakuolen-Stadium erfolgt die Teilung des Kernes. Vegetativer Kern und Antheridiummutterzelle liegen von Plasma umgeben an der Peripherie des Pollens. Sobald aber im Laufe der Entwicklung die Vakuole ausgefüllt ist, wandern sie in das Innere, wo die Antheridiummutterzelle spindelförmige Gestalt annimmt. Beide Kerne sind im Verhältnis zum Umfang des Pollenkerns auffallend klein.

Der reife Pollen ist im Querschnitt nahezu dreieckig. An den Ecken erkennt man in Verdünnungen der Exine die Austrittsstellen des Pollenschlauches. Das ganze Pollenkorn ist überzogen von einem Netz von warzenförmigen Höckern.

Die Entwicklung des Tapetums setzt im Synapsisstadium der Mikrosporenmutterzelle ein. Die Tapetenzellen werden zunächst durch Mitose zweikernig. Dann vergrößern sie sich stark und bilden eine große Vakuole, während die Kerne an die den Pollenmutterzellen zugewandte Seite wandern. Die Degeneration der Zellen erfolgt, ohne daß diese sich von der Wand der Anthere ablösen. Sie ist im Faltungsstadium der Pollen beendet.

In dem mir vorliegenden Material, das aus dem Treibhaus des Berliner Botanischen Gartens stammt, war ein Teil der Pollenmutterzellen bereits im Stadium der Synapsis degeneriert. In diesem Falle hatten sich die Tapetenzellen von der Antherenwand abgelöst und waren, ohne zu verklumpen, in das Innere des nunmehr leer gewordenen Antherenfaches eingewandert, wo sie rasch zerfielen.

Weibliche Haploidgeneration.

Die junge Samenanlage der weiblichen Haploidgeneration zeigt ein einzelliges Archespor, das von einer Nucellusepidermis umgeben ist Aus ihm geht die Embryosackmutterzelle ohne Abgabe einer

Schichtzelle hervor. Die Umwandlung der Archespor- in die Makrosporenmutterzelle erfolgt bereits im Synapsisstadium der männlichen Haploidgeneration, doch setzt die Weiterentwicklung sehr spät, d. h. erst wenn die Pollen in das Vakuolenstadium eingetreten sind, ein. Währenddessen schließt sich das Integument, das den Nucellus zunächst noch nicht völlig umgeben hatte, und die Embryosackmutterzelle wächst zu bedeutender Größe heran. Ihr Umfang übertrifft den der Embryosackmutterzellen anderer Verbenaceen, soweit sie bisher untersucht sind, um ein Mehrfaches.

Bei Eintritt der Synapsis vergrößert sich der Kern außerordentlich (Abb. 12 und Mikrophoto 3). Sein Nukleolus liegt annähernd in der Mitte des Lumens, zwischen ihm und der Kernwand befindet sich das Fadenknäuel, das auch im Augenblick stärkster Verklumpung, im Pachynemastadium, eine lockere Struktur besitzt, die den Verlauf des Fadens noch deutlich erkennen läßt. Diakinese und allotypische Teilung folgen sehr rasch aufeinander, sodaß sie sich deshalb der Untersuchung entzogen. Die Feststellung der genauen Chromosomenzahl erwies sich wegen der Größe des Kernes, der auf mehrere Schnitte verteilt wird, als unmöglich. Die Chromosomen haben im Querschnitt im Geministadium das Aussehen dicker Stäbchen.

Die aus den allotypischen Teilungen hervorgegangenen Makrosporen liegen in einer Reihe hintereinander (Abb. 13 und Mikrophoto 4). Schon jetzt unterscheidet sich die an Chalaza gelegene durch Umfang und bessere Differenzierbarkeit ihres Inhalts von den anderen. Durch weitere Größenzunahme wird sie zum einkernigen Embryosack. Die 3 oberen Makrosporen degenerieren rasch, wobei der Zerfall bei der der Mikropyle zunächst liegenden beginnt und rasch fortschreitet. Schon im Zweikernstadium des Embryosacks ist von ihnen nichts mehr zu sehen. In diesem Stadium löst sich auch die Nucellusepidermis auf.

Der über die Phasen des Zweikern-, Vierkern- und Achtkernstadiums entstandene reife Embryosack zeigt die normale Zusammensetzung. Eizelle und Synergiden sind klein und besitzen auch nur kleine Vakuolen. Die beiden Polkerne liegen hintereinander etwa in der Mitte des Embryosackes und verschmelzen erst bei eintretender Befruchtung. Die unscheinbaren, sehr schnell zerfallenden Antipoden sind teils hintereinander gelagert, oder aber so, daß zwei nebeneinander liegen und die dritte unter ihnen in Richtung zur Chalaza liegt. (Abb. 14.)

Der unbefruchtete Embryosack ist nur kurze Zeit existenzfähig. Zu erwähnen ist noch, daß schon im Stadium der Zweikernigkeit ein Teil der Embryosäcke degeneriert.

Die Befruchtung vollzieht sich in der Weise, daß der Pollenschlauch in eine der Synergiden eindringt. Diese wird hierdurch zerstört und ihr Inhalt durch die Reste des Pollenschlauchs in einen undifferenzierbaren Plasmaschleim verwandelt. (Die andere Synergide bleibt noch längere Zeit erhalten.) Gleichzeitig wandern die beiden

Polkerne in die Nähe der Eizelle, wo sie jetzt erst verschmelzen. Die ersten Teilungsschritte des jungen, zellulären Endosperms waren zwar nicht zu beobachten, doch ließ sich feststellen, daß schon sehr früh gut entwickelte chalazale und mikropylare Haustorien ausgebildet werden. Das chalazale ist zunächst zweikernig, gibt dann aber durch einen weiteren Teilungsschritt noch 2 weitere Kerne ab. Die Kerne liegen paarweise nebeneinander. Das chalazale Haustorium dringt in die Nähe der Endungen der Leitbündel des Funiculus, wo sich ein sehr kleinzelliges Gewebe befindet, vor. Seine Länge und besonders sein außerordentlich dichtes Zytoplasma lassen darauf schließen, daß es in erster Linie die Funktion der Nahrungszuleitung übernommen hat. Das Mikropylarhaustorium, das zweikernig bleibt, weist weder bedeutende Länge noch starken Plasmagehalt auf und zeigt schon früh Anzeichen der Degeneration.

In den jüngeren Stadien der Endospermentwicklung hat die befruchtete Eizelle ihre ursprüngliche Lage noch beibehalten. Aeltere Stadien kamen nicht zur Beobachtung.

Priva lapulacea L.

Männliche Haploidgeneration.

Im vorliegenden Material waren jüngere Stadien der männlichen Haploidgeneration nicht zu beobachten. Die Entwicklung des Pollenkorns ist schon abgeschlossen, wenn die Makrosporenmutterzelle sich noch in Synapsis befindet. Erst vom frühen Vakuolenstadium ab konnten die Pollen gesehen werden. (Abb. 15.) Sie sind jetzt bereits zweikernig. Die beiden Kerne liegen an der Peripherie, umgeben von wandständigem Zytoplasma, während die Mitte des Pollens von einer großen Vakuole ausgefüllt wird. Die Exine, im Verhältnis zur Gesamtgröße des Pollens sehr dick, zeigt warzenförmige Verdickungen, die Austrittsstellen des Pollenschlauches.

Im Zustand der Reife füllt sich das Pollenkorn, das im Querschnitt dreieckig geworden ist, dicht mit Zytoplasma, sodaß bei der Differenzierung nur noch schwer die Kerne zu sehen sind. Der Pollenschlauchkern wandert in die Mitte des Pollens, gefolgt von der Antheridiummutterzelle, die sich gegen das Zytoplasma der vegetativen Zelle durch eine Hautschicht abgegrenzt hat. Sie nimmt ovale Form an. Die Exine ist dünner geworden und hebt sich scharf ab. In diesem Stadium schließt die Entwicklung. Es kommt hier wie überhaupt bei allen bisher untersuchten Verbenaceen nicht zur Ausbildung eines dreikernigen Pollens.

Das Tapetum von Priva lapulacea zeigt einige Abweichungen vom Normaltyp der Verbenaceen. Die Tapetenzellen bleiben zweikernig. Sie beginnen ihre Degeneration erst, wenn die Pollen sich aus dem Tetradenverband gelöst haben, sind aber bereits restlos

resorbiert, noch ehe die Antheridiummutterzelle in das Zytoplasma des Pollenkorns eingewandert ist. Während der Degeneration lösen sie sich nicht von der Antherenwand ab. Zunächst vergrößern sie ihr Volumen durch Bildung einer Vakuole, dann beginnt ihr Zytoplasma allmählich zu verschwinden, während ihre Kerne, die sich, durch die Vakuole getrennt, gegenüberliegen, anfänglich unverändert bleiben, dann aber rasch in Chromatinklumpen zerfallen und degenerieren.

Weibliche Haploidgeneration.

Die junge Samenanlage besitzt ein einzelliges Archespor. Die Embryosackmutterzelle geht ohne Abgabe einer Schichtzelle aus ihm hervor. Sie ist bedeutend größer als die sie umgebenden Epidermiszellen.

Im Stadium der Diakinese konnte die Haploidzahl 6 ermittelt werden. (Abb. 16.) Aus den nun folgenden allotypischen Teilungen entstehen 4 Makrosporen, stets in einer Reihe hintereinander liegend. Von ihnen entwickelt sich die der Chalaza zunächstliegende Makrospore zum einkernigen Embryosack weiter. (Abb. 17.) Sobald der einkernige Embryosack entstanden ist, ist die Nucellusepidermis, die bereits z. Zt. der Bildung der Makrosporentetrade zu degenerieren begann, völlig verschwunden, sodaß sich ein Hohlraum gebildet hat, in dem sich durch 3 aufeinander folgende Teilungsschritte in normaler Weise der achtkernige Embryosack bildet. Im Stadium des zweikernigen Embryosackes bildet sich zwischen den beiden Kernen die Vakuole aus. Die Reste der degenerierenden Makrosporen sind jetzt noch deutlich als kappenförmig zwischen Embryosack und Mikropyle liegende Gebilde zu erkennen, deren völlige Resorption sich aber bei der Bildung des vierkernigen Embryosackes bereits vollzogen hat. Nach Bildung des achtkernigen Stadiums gliedern sich die Kerne in die 3 Antipoden, die einkernig bleiben, nur geringen Umfang besitzen und bald nach vollzogener Befruchtung degenerieren, in den dreizelligen Eiapparat und die beiden Polkerne. Die Polkerne treffen sich zunächst in der Mitte des Embryosackes, wandern dann in die Nähe der Mikropyle, wo sie sich vor der Befruchtung nicht vereinigen.

Die Befruchtung selbst war in den zur Verfügung stehenden Präparaten nicht zu beobachten, auch war die Endospermentwicklung nur in späteren Stadien zu sehen. Wie überhaupt bei allen Verbenaceen liegt auch bei Priva lapulacea ein zelluläres Endosperm vor. Sowohl an der Mikropyle als auch an der Chalaza befinden sich zwei einkernige Zellen, länger als die anderen Endospermzellen und dichter mit Protoplasma erfüllt. Besonders die Zellen am chalazalen Ende erreichen bedeutende Länge. Am mikropylaren und am chalazalen Ende liegen die Kerne dieser als Haustorien wirkenden Zellen an der Basis. Diese Zellen werden bereits bei Beginn der Embryoentwicklung resorbiert, während Spuren des eigentlichen Endosperms noch im reifen Samen sich finden (Mikrophoto 5). Wir haben es also bei diesem Typus, der bei den Verbenaceen nur noch von Verbena offi-

cinalis beschrieben wird (Schwencke), mit einer primitiveren Form der Endospermentwicklung zu tun. Zu beachten ist, daß sich um die chalazalen Ende befindlichen Haustorialzellen ein Zellkomplex gebildet hat, in dem eine große Menge Stärkekörner abgelegt sind.

Durantha Plumieri Jacq.

Männliche Haploidgeneration.

Die Pollenmutterzellen liegen eng gedrängt im Antherenfach, ohne eine besondere Gliederung in Zellreihen erkennen zu lassen. Im Leptonema-Stadium der Synapsis sind sie dicht mit Zytoplasma erfüllt und besitzen keine Vakuolen. Das Lumen ihres Kerns hat sich stark vergrößert. Während das Kernkörperchen etwa in der Mitte liegt, ziehen sich die Chromatinfäden, die außerordentlich dünn sind, regellos durch den Kern.

Die folgenden Synapsisstadien und die Diakinese kamen im vorhandenen Material nicht zur Beobachtung, sodaß die Chromosomen aus der männlichen Haploidgeneration nicht zu ermitteln waren. Die Kerne durchlaufen nunmehr die Phase der allotypischen Teilung und treten in die Bildung der Pollentetrade ein. Nach Degeneration der ursprünglich angelegten Phragmoplasten bildet sich die Wand der Tetradenkerne nach dem simultanen Furchungstyp. Die Reste der Membran der Pollenmutterzelle verschleimen rasch, die einkernigen Pollen lösen sich aus dem Tetradenverband und treten in das Faltungsstadium ein. Sie sind in diesem Augenblick ganz unregelmäßig und voneinander abweichend geformt. Während des Faltungsstadiums wird die Exine angelegt. Diese umgibt den Pollen zunächst in Form einer breiten Membran, wird aber im Verlauf der Reifung durch den Druck der Vakuole verdünnt. An einzelnen Stellen, die später die Austrittsstellen des Pollenschlauchs sind, ist sie ausgespart.

Der Pollen schreitet zur Ausbildung der Vakuole, wobei er sein Volumen stark vergrößert. Der Kern ist zur Wand gewandert und wird von Zytoplasma umhüllt, das an dieser Stelle höckerförmig in die Vakuole vorspringt. Erst nach völliger Ausbildung der Vakuole gibt er die Antheridiummutterzelle ab. (Bei vielen Verbenaceen tritt die Teilung des Kerns schon während des Uebergangs vom Faltungszum Vakuolenstadium ein.) Nun füllt sich der Pollen mit Zytoplasma, der Pollenschlauchkern wandert in die Mitte, gefolgt von der Antheridiummutterzelle, die sich durch eine Hautschicht von dem sie umgebenden Zytoplasma abgegrenzt hat.

Der reife Pollen ist im Querschnitt von der Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks mit abgerundeten Kanten.

Die Tapetenzellen werden während der Synapsis der Pollenmutterzellen durch Mitose zweikernig. Ihre Degeneration verläuft sehr langsam. Noch nach der völligen Reife der Pollen finden sich

Reste. Zunächst lösen sie sich in dem Augenblick, in dem die Pollen in die Phase der Tetradenbildung eintreten, als geschlossener Ring von der Antherenwand ab. Bald jedoch zerreißt der Ring an einzelnen Stellen, die Zellen verändern aber ihre Lage nicht. In ihrem Innern bildet sich eine Vakuole, die im Verhältnis zur fortschreitenden Resorption des Zytoplasmas wächst. Am spätesten degenerieren die Kerne.

Weibliche Haploidgeneration.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration setzt erst ein, nachdem der Pollen völlig zur Reife gelangt ist. Das Archespor ist einzellig. Ohne Abgabe einer Schichtzelle wandelt sich die Archesporzelle in die Embryosackmutterzelle um, die in die Synapsis eintritt. Im Pachynemastadium der Synapsis zeigt der Kern der Embryosackmutterzelle ein genau in der Mitte liegendes, ziemlich großes Kernkörperchen und ein zwischen Kernwand und Nukleolus gelegenes lockeres Fadenknäuel.

Im Stadium der Diakinese konnten durch mehrere Zählungen einwandfrei 18 Chromosomen festgestellt werden. Die Chromosomen sind äußerst stark zusammengezogen und haben eine beinahe punktförmige Gestalt angenommen. Nun folgen die allotypischen Teilungen, aus denen die 4 Makrosporen hervorgehen, die in einer Reihe hintereinander angeordnet sind. Stets entwickelt sich die der Chalaza zunächst liegende weiter, während die anderen rasch degenerieren. Dabei rücken sie so eng aneinander, daß sie nur einen einzigen Zellklumpen zu bilden scheinen. Noch vor Beginn des Vier-Kern-Stadiums des Embryosackes sind sie verschwunden.

Die Entwicklung des Embryosackes verläuft normal. Im zweikernigen Stadium entfernen sich die Kerne voneinander und in der Mitte des Embryosackes, der sich bedeutend in die Länge streckt, bildet sich eine Vakuole. Unter beständiger Vergrößerung der Vakuole durchläuft der Embryosack die beiden nächsten Teilungsschritte und differenziert sich dann in Eizelle und zwei Synergiden, zwei Polkerne und die drei Antipoden. Die beiden Polkerne wandern in die Mitte und vereinigen sich erst nach dem Eintritt des Pollenschlauches in die Mikropyle unmittelbar vor der Befruchtung, ohne in die Nähe der Eizelle zu wandern. Die Antipoden sind in Form eines Dreiecks angeordnet, dessen Spitze, von einer Zelle dargestellt, zur Chalaza zeigt, während die beiden anderen Zellen, nebeneinanderliegend, dessen Basis bilden (Abb. 18). Sie degenerieren unmittelbar nach der Befruchtung. Häufig findet man an den Seiten des Embryosackes noch die Fragmente der degenerierten Nucellus-Epidermis.

Bei der Befruchtung dringt der Pollenschlauch in eine der Synergiden ein, dieselbe zerstörend, während die andere noch längere Zeit hindurch erhalten bleibt. (Abb. 19.) Die Endospermentwicklung erfolgt nach dem zellulären Typ. Zunächst erfolgt nach der ersten Teilung die Ausbildung einer Querwand. Die zur Chalaza zu

gelegene Zelle differenziert sich nach weiteren Teilungsschritten in das eigentliche Endosperm und das chalazale Haustorium. In den Kernen der Endospermzellen finden sich noch lange Zeit 3 Nukleolen. (Abb. 21.) Erst im späteren Stadium vereinigen sich diese zu einem einzigen Kernkörperchen. Das chalazale Haustorium enthält 4 große Kerne, und zwar werden zunächst 2 Kerne, die hintereinander im Haustorium liegen, gebildet. Beim nächsten Teilungsschritt entstehen dann je 2 nebeneinander angeordnete Kernpaare, deren Achsen jedoch senkrecht aufeinanderstehen, sodaß man im Querschnitt nur 3 Kerne sehen kann. (Abb. 20.) Das Haustorium ist dicht mit Zytoplasma erfüllt.

Die Entstehung des Mikropylarhaustors verläuft analog der des chalazalen, doch wird es bei Weitem nicht so groß wie Letzteres und verliert sehr schnell seine Funktionen. Da der zweite Teilungsschritt unterbleibt, ist es nur zweikernig.

Callicarpa pedunculata Roth.

Männliche Haploidgeneration.

Im Stadium der Synapsis liegen die Pollenmutterzellen in großer Zahl zerstreut im Antherenfach. Das Synapsisknäuel war auch im Augenblick der stärksten Verklumpung verhältnismäßig locker und gut differenzierbar. Im Verhältnis zur Gesamtgröße des Kerns war es ziemlich klein.

Es folgt nunmehr die Diakinese, die in typischer Weise verläuft. Es lag nicht genügend Material vor, um die Haploidzahl einwandfrei festzustellen.

Allotypische Teilungen und Bildung der Pollentetraden weisen keine Abweichungen vom Normalschema auf. Die Abgrenzung der jungen Pollen in der Pollentetrade erfolgt nach dem simultanen Furchungstypus, der für alle Verbenaceen charakteristisch ist. Die Pollen lösen sich schnell aus dem Tetradenverband und treten in das Faltungsstadium ein, in dem eine auffallend dünne, kaum erkennbare Exine gebildet wird. Sie sind jetzt noch einkernig, teilen sich aber während des Uebergangs vom Faltungs- zum Vakuolenstadium.

Die beiden Kerne sind wandständig, von dünner Zytoplasmaschicht umgeben, während das Innere des Pollenkorns von einer großen Vakuole ausgefüllt wird. Eine wesentliche Vergrößerung des Pollens tritt aber nicht ein, auch ist keinerlei Verdickung der Exine zu beobachten. Im reifen Pollen haben sich die Kerne von Zytoplasma abgetrennt. Die Antheridiummutterzelle löst sich von der Wand ab, und wandert, dem Pollenschlauch folgend, in die Mitte des Pollenkorns, wo sie, durch eine Hautschicht von Zytoplasma des Pollenkorns abgegrenzt, spindelförmige Gestalt annimmt. Kurz darauf wird das Protoplasma körnig. Wahrscheinlich handelt es sich hier-

bei um eine Degenerationserscheinung, zumal Befruchtung nicht beobachtet werden konnte, und sich Zwergpollen bilden. Die Zwergpollen bleiben einkernig, lösen sich nicht aus dem Tetradenverband und degenerieren bald, sodaß von ihnen in den mit reifen Pollen gefüllten Antherenfach nichts mehr zu finden ist. Da es sich in diesem Falle nicht um Kältesterilisation handeln kann (das Material entstammt dem Botanischen Garten in Buitzenzorg, die Pflanze ist also in ihrem heimischen Klima aufgewachsen), so scheint es sich bei C. P., wenigstens bei dem vorliegenden Untersuchungsmaterial, um einen Bastard zu handeln.

Das Tapetum fällt durch eine außerordentlich rasch sich vollziehende Degeneration auf. Schon im Stadium der Synapsis der Pollenmutterzelle sind die Tapetenzellen vierkernig. Zahlreich zur Beobachtung kommende Kernspindeln beweisen, daß die Teilungen auf mitotischem Wege erfolgen. Jetzt lösen sich die Zellen von der Epidermis ab. Das Protoplasma wird zunächst körnig und verschwindet allmählich, während sich zahlreiche Vakuolen bilden. Am längsten halten sich die Kerne, doch ist schon bei eintretendem Faltungsstadium der Pollen keine Spur mehr von Tapetum zu sehen.

Weibliche Haploidgeneration.

Die junge Samenanlage der weiblichen Haploidgeneration besitzt ein einzelliges, von der Nucellusepidermis umgebenes Archespor. Aus diesem geht ohne Abgabe einer Schichtzelle die Embroysackmutterzelle hervor, die im Stadium der Synapsis ein lockeres Fadenknäuel und ein großes Kernkörperchen zeigt.

Bei der jetzt eintretenden Bildung der vier Makrosporen entwickelt sich die der Chalaza zunächstliegende zum Embryosack, während die übrigen schnell degenerieren, so daß schon im Stadium des zweikernigen Embryosackes nur noch Spuren von ihnen zu erkennen sind. Nunmehr lösen sich auch die Zellen der Nucellusepidermis auf, und zwar von der Mitte der Samenanlage aus fortschreitend zum Rand, so daß ein Hohlraum entsteht. Die an der Peripherie gelegenen Zellen bleiben als undifferenzierbare Plasmaklumpen noch längere Zeit erhalten.

Es kommt nun zur Bildung des zweikernigen Embryosackes. Ein Kern wandert zur Mikropyle. Zwischen ihm und dem an der Chalaza verbleibenden entsteht eine große, zentral gelegene Vakuole. Es folgt die Bildung des vierkernigen Embryosackes. Die Kerne sind jetzt so angeordnet, daß sie am chalazalen Ende hintereinander, am mikropylaren jedoch nebeneinander liegen. Die Vakuole hat sich noch mehr gestreckt (Abb. 22). Ueber dieses Stadium hinaus entwickelt sich die weibliche Haploidgeneration nicht mehr, vielmehr erfolgt ein Körnigwerden des Zytoplasmas, der Zellinhalt wird immer schwerer differenzierbar und bildet schließlich eine homogene Masse, die allmählich resorbiert wird. Lediglich in einem Falle kam es noch zur Bildung eines achtkernigen Embryosackes.

Callicarpa Giraldiana Hesse.

Männliche Haploidgeneration.

Der Entwicklungsverlauf bis zur Diakinese einschließlich kam nicht zur Beobachtung. Die Spindeln der homoeotypischen Teilung liegen parallel. (Mikrophoto 7.) Nach Bildung der Pollentetraden zeigt ein großer Teil der Pollen Degenerationserscheinungen. Sie bleiben einkernig, vergrößern aber ihr Volumen so beträchtlich, daß sie die Größe der normalentwickelten Pollen um mehr als das Doppelte übertreffen. In späteren Stadien nehmen sie unregelmäßige, gelappte Formen an und werden schließlich resorbiert. Solche Mißbildungen waren in jeder Anthere zu etwa 25 % zu beobachten. (Abb. 24.)

Diese Anomalie läßt sich bei dem aus dem Botanischen Garten Berlin stammenden Material wohl als Kältemißbildung erklären.

Diejenigen Pollen, die sich normal weiter entwickeln, besitzen im Faltungsstadium zunächst eine spindelförmige Gestalt. Bald darauf runden sie sich unter Bildung der Vakuole ab, ihr Kern wandert an die Peripherie und gibt dort die Antheridiummutterzelle ab. Die Exine ist jetzt schon kräftig ausgebildet und hebt sich deutlich vom Plasma ab.

In der folgenden Phase wird die Vakuole allmählich mit Zytoplasma ausgefüllt und der Pollenschlauchkern wandert in das Innere des Pollenkorns ein. Die Antheridiummutterzelle folgt ihm, nachdem die Vakuole restlos verschwunden ist. Sie hat sich durch eine Hautschicht abgegrenzt und nimmt jetzt spindelförmige Gestalt an. (Abb. 23.)

Hierauf erlangt der Pollen seine endgültige Gestalt, indem er sich zunächst unter gleichzeitigem Dünnerwerden der Exine vergrößert, während das Zytoplasma ein lockeres Gefüge erhält, was sich aus der besseren Differenzierbarkeit des Polleninhalts zu erkennen gibt. Der reife Pollen wird dann kreisrund.

Bereits im Vakuolen-Stadium des Pollens war das Tapetum restlos resorbiert.

Weibliche Haploidgeneration.

Die weibliche Haploidgeneration setzt mit ihrer Entwicklung im Faltungsstadium der Pollen ein. Das Archespor ist einzellig und wandelt sich ohne Abgabe einer Schichtzelle in die Embryosackmutterzelle um.

Während der Synapsis zeigt sich in der nicht sehr großen, von der Nucellusepidermis umgebenen Makrosporenmutterzelle im Pachynemastadium ein dichtes, dem Nukleolus anliegende Fadenknäuel. Diakinese und allotypische Teilungen verlaufen normal, doch war die Chromosomenzahl nicht genau feststellbar (Mikrophoto 6). Die 4 Makrosporen liegen in einer Reihe hintereinander. (Abb. 25.) Die Chalazale entwickelt sich weiter, die anderen 3 degenerieren, wobei

ihr Zerfall bei der an der Mikropyle liegenden beginnt und bald nach Bildung des zweikernigen Embryosackes beendet ist. (Abb. 26.)

Sobald der zweikernige Embryosack entstanden ist, wandern die Kerne auseinander, zwischen sich eine Vakuole bildend. Die Nucellusepidermis ist mittlerweile bis auf geringe Reste verschwunden. Unter weiterer Vergrößerung der Vakuole wird der vierkernige Embroysack gebildet. Seine Kerne liegen in einer Ebene hintereinander, je 2 am mikropylaren und chalazalen Ende. (Abb. 27.)

Der reife Embryosack zeigt die normale Gliederung. Eizelle und Synergiden bleiben ziemlich klein und haben regelmäßige Gestalt mit deutlich sichtbarer Vakuole, die bei den Synergiden unterhalb, bei der Eizelle oberhalb des Kerns sich befindet. Ihr Zytoplasma ist sehr dicht und dementsprechend schwer differenzierbar. Die beiden Polkerne liegen hintereinander in der Mitte des Embryosackes, ohne zu verschmelzen. Durch eine Plasmabrücke trennen sie die Vakuole in einen mikropylaren und einen chalazalen Teil. Die 3 Antipoden liegen ebenfalls in einer Reihe hintereinander. Sie degenerieren außerordentlich rasch.

Befruchtung konnte nicht beobachtet werden. Da das Material aus dem Botanischen Garten in Berlin stammte, ist anzunehmen, daß Kältesterilisation vorliegt, da es sich bei Callicarpa Giraldiana zweifellos um eine gute Art handelt.

Callicarpa japonica Thunb.

Weibliche Haploidgeneration.

Die weibliche Haploidgeneration beginnt ihre Entwicklung, wenn die Pollen in das Tetradenstadium eingetreten sind. Aus dem einzelligen Archespor geht ohne Abgabe einer Schichtzelle die Embryosackmutterzelle hervor. Die Zahl der Chromosomen in der Diakinese betrug 18, übereinstimmend mit der von Schwenke bei der Diakinese der Pollenmutterzellen festgestellten Zahl. Sugiura gibt zwar als Haploidzahl 16 an, doch liegt hier offensichtlich ein Irrtum vor.

Nun folgen die allotypischen Teilungen, aus denen die 4 Makrosporen hervorgehen. Die chalazale Makrospore wird größer als die 3 anderen und zeigt schon dadurch an, daß sie sich weiter entwickelt. Während die Zellen der Nuzellusepidermis sich auflösen, indem sie sich voneinander trennen, und ihr Plasma seine Struktur verliert, schreitet die Makrospore zur Bildung des zweikernigen Embryosackes, deren Kerne auseinanderweichen. Zwischen ihnen bildet sich die Vakuole, die bereits in diesem Stadium eine bedeutende Größe erlangt. Unter ständiger Ausdehnung der Vakuole entwickelt sich der Embryosack über das vier- und achtkernige Stadium zur Reife und differenziert sich in die Eizelle mit den beiden Synergiden, die

eine sehr große Vakuole ausbilden, den beiden Polkernen, die sich in der Mitte des Embryosackes treffen und die 3 Antipoden. Die letzteren bleiben klein und liegen nebeneinander am chalazalen Ende. Der Embryosack erlangt eine im Verhältnis zu dem der anderen Verbenaceen bedeutende Größe.

Obwohl viel Material in allen Stadien sowohl aus dem Botanischen Garten in Berlin, als auch aus dem in Buitenzorg, Java, vorlag, konnte eine Befruchtung nicht beobachtet werden. Dies ist um so auffälliger, da weder in der männlichen noch in der weiblichen Haploidgeneration irgend welche Abnormitäten in der Entwicklung festzustellen waren. Auch die Haploidzahl 18, ein Dreifaches der Grundzahl 6, läßt darauf schließen, daß es sich bei Callicarpa japonica um eine gute Art handelt.

Die Degeneration der Zellen des unbefruchteten Embryosackes verläuft nicht auf einmal, sondern stufenweise. Zunächst degenerieren die Antipoden, indem ihre Zellwände sich auflösen und der Inhalt verklumpt. Es folgt der Eiapparat. Die Wände der Synergiden lösen sich auf, sodaß der Inhalt der Vakuolen sich in dem Embryosack entleert und die Kerner wandern in die unmittelbare Nähe des Kerns der Eizelle. In dieser Lage werden sie allmählich resorbiert. Zuletzt erst zerfallen die beiden Polkerne. Während der Degeneration füllt sich der Embryosack dicht mit Stärkekörnern (Mikrophoto 8).

Premna integrifolia L.

Männliche Haploidgeneration.

In den Schnitten fallen außerordentlich zahlreiche Diosminsphärokristalle auf, die die Zellen des Gewebes als große gelbe Schollen anfüllen. Die Archesporzellen selbst besitzen einen großen Kern mit einem Nukleolus und zeigen ein deutliches Fadengerüst, das im Pachynemastadium der Synapsis sehr dicht ist und der Kernwand anliegt, während der Nukleolus etwa in der Mitte des Kerns liegt. Es folgt nunmehr das Stadium der Diakinese. Leider war es nicht möglich, im vorliegenden Material die Anzahl der Chromosomen festzustellen. Auch in der jetzt eintretenden heterotypischen Teilung war eine Zählung der Chromosomen unmöglich, da sie v-förmige Gestalt angenommen haben und so dicht gedrängt sind, daß sie sich überdecken. Die homoeotypischen Teilungen verlaufen normal. Die Kerne werden dabei so gelagert, daß sie zwar regelmäßig verteilt, jedoch sehr nahe an die Peripherie verlagert sind. Die Pollenmutterzelle schreitet zur Tetradenbildung, die nach dem für die Dikotylen charakteristischen „simultanen Furchungstypus" erfolgt, d. h. erst nach Ausbildung der 4 Tetradenkerne erfolgt durch Einfurchung von der Peripherie her die Abgrenzung der Kerne. Dabei bildet sich auch im Zentrum der Pollenmutterzellen ein Hohlraum. Offenbar bildet sich

also die Wand gleichzeitig zentripetal von der Peripherie, und zentrifugal von der Mitte aus. (Abb. 28.)

Die einzelnen Pollen lösen sich nunmehr aus dem Tetradenverband und treten in das Faltungsstadium ein, in welchem sie die Exine ausbilden. Während des Uebergangs vom Faltungs- zum Vakuolen-Stadium teilt sich der Pollenkern in den Pollenschlauchkern und die Antheridiummutterzelle, die eng nebeneinander im zytoplasmatischen Wandbelag liegen. Das Pollenkorn nimmt die Gestalt eines Tetraeders an, dessen Seiten sich nach Außen vorwölben und dessen Inneres von einer großen zentralen Vakuole ausgefüllt wird. Mit zunehmender Reife füllt es sich dicht mit Zytoplasma, die Vakuole verschwindet und der Kern der vegetativen Zelle wandert in die Mitte, während die Antheridiummutterzelle zunächst noch wandständig bleibt, allmählich jedoch in ihre vegetative Schwesterzelle einwandert, in der sie, durch eine Hautschicht abgegrenzt, als etwa spindelförmige Zelle zu sehen ist. Im Zustand völliger Reife hat das Pollenkorn im Querschnitt kreisrunde Gestalt angenommen. Es bleibt zweikernig.

Die Tapetenzellen zeichnen sich dadurch aus, daß sie sehr früh zu degenerieren beginnen. Sie sind durch Mitose vierkernig geworden und lösen sich von der Wandung des Antherenfachs bereits zu einem Zeitpunkt ab, in dem die Pollenmutterzellen die allotypischen Teilungen durchlaufen. Zunächst liegt das Tapetum als ein geschlossener Ring zwischen Pollen und Antherenwand, bald aber lösen sich die Zellen voneinander ab. Einzelne wandern zwischen die Pollen, die meisten jedoch behalten ihre ursprüngliche Lage bei. Die Degeneration der Tapetenzellen verläuft in der Weise, daß sich in ihnen zunächst eine große, zentral gelegene Vakuole bildet, während die Kerne, in Zytoplasma gebettet, sich an die Wand anlagern. Allmählich verliert das Zytoplasma seine Struktur, verschleimt, wird unfärbbar und verschwindet allmählich ganz. Am längsten erhält sich die Zellwand. Im Gegensatz zum Verhalten des Tapetums der bisher untersuchten Verbenaceen, in dem die Zellkerne erst dann zu degenerieren beginnen, wenn der Zerfall des Zytoplasmas schon verhältnismäßig weit fortgeschritten ist, zerfallen sie hier schon bei Beginn der Degeneration und lösen sich in kleine, regellos in der Zelle zerstreute Chromatinklümpchen auf. Die Resorption des Tapetums ist beendet, sobald die Pollen das Vakuolenstadium erreicht haben. In späteren Stadien sind höchstens noch die Umrisse der Zellen zu erkennen.

Weibliche Haploidgeneration.

Die Samenanlage zeigt Einlagerung von Diosminkristallen. Die weibliche Haploidgeneration ist dadurch auffällig, daß sie als einzigste unter den bisher untersuchten Verbenaceen ein zweizelliges Archespor bildet. Die beiden Archesporzellen liegen nebeneinander in der gemeinsamen Nucellusepidermis. Sie übertreffen die Zellen des Nu-

cellus an Größe um ein Vielfaches. Ohne Abgabe einer Schichtzelle werden sie zur Embryosackmutterzelle. (Abb. 29.) Im Stadium der Synapsis besitzen sie ein kleines Kernkörperchen und ein großes Lumen, das von Chromatinfäden locker durchzogen wird, die jedoch im Pachynemastadium sehr stark verklumpen. Kurz vor Eintritt der Diakinese verschwindet der Nukleolus. Die Diakinese selbst konnte im vorliegenden Material nicht beobachtet werden. Die Embryosackmutterzellen durchlaufen in normaler Weise die allotypischen Teilungen, sodaß im Präparat 2 parallel zueinander angeordnete Makrosporentetraden zu sehen sind. In diesem Stadium pflegt gewöhnlich eine der beiden Embryosackmutterzellen zu degenerieren, indem ihr Inhalt, analog dem der von ihr abgegebenen Makrosporen, desorganisiert, undifferenzierbar wird, und endlich ganz resorbiert wird. Die Degeneration, die bei der der Mikropyle zunächst liegenden Makrospore beginnt, verläuft sehr langsam. Reste der Tetradenzellen lassen sich noch erkennen, wenn die sich weiter entwickelnde Embryosackmutterzelle bereits das Stadium des achtkernigen Embroysacks erreicht hat.

In vielen Fällen entwickeln sich jedoch beide Makrosporenmutterzellen weiter, bilden also im gemeinsamen Nucellus je 2 zweikernige und vierkernige Embryosäcke. Sobald aber das letztere Stadium erreicht ist, beginnen sie gemeinsam zu degenerieren, da sie sich gegenseitig in der Entwicklung stören, und statt der normalen eiförmigen eine langgestreckte, unregelmäßige Form annehmen, sich teilweise überlagern und eine nur sehr kleine Vakuole ausbilden. Auch ist die Polarität der beiden Kernpaare nur mangelhaft ausgebildet. Dann stellen die Embryosäcke ihr Wachstum gänzlich ein, die Kerne beginnen zu zerfallen und werden schließlich resorbiert. In reifen Samenanlagen ist dann der Nucellus völlig leer. (Abb. 30, 31; Mikrophoto 9.)

In den Fällen, in denen es zur Ausbildung nur eines Embryosackes kommt, verläuft die Entwicklung in normaler Weise. Stets entwickelt sich die der Chalaza zunächst liegende Makrospore weiter. Die Nucellusepidermis löst sich auf, und zwar zunächst in der Mitte. Sobald das Zweikernstadium erreicht ist, wandert ein Kern an das andere Ende des sich streckenden Embryosacks. Dieser bildet dann die zentrale Vakuole aus und nimmt ovale Gestalt an. Dann folgt die Achtkernbildung und die Ausbildung der Eizelle mit den beiden Synergiden, den drei Antipoden, die außerordentlich klein sind und schnell degenerieren und der beiden Polkerne, die sich in der Mitte des Embryosackes treffen, kurz vor der Befruchtung in die Nähe der Eizelle wandern und erst unmittelbar vor der Vereinigung mit dem vegetativen Kern verschmelzen. Einzelheiten in der Endospermentwicklung konnten im vorliegenden Material nicht beobachtet werden. Das Endosperm ist zellulär.

Männliche Haploidgeneration.

Die Pollenmutterzellen liegen in großer Anzahl dichtgedrängt im Antherenfach. Während des präsynaptischen Stadiums sind sie völlig mit Zytoplasma gefüllt und haben keine Vakuolen. Zusammen mit dem Wachstum der Anthere tritt eine Vergrößerung der Pollenmutterzellen, verbunden mit Auflockerung des Zytoplasmas ein. Schließlich lösen sie sich unter Degeneration der Mittellamelle voneinander ab und liegen frei im Antherenfach.

Im typischen Synapsisstadium zeigt die Mikrosporenmutterzelle im stark vergrößerten Kern das zentral gelegene Kernkörperchen und ein dichtes, zwischen Nukleolus und Kernwand befindliches Fadenknäuel. Der Nukleolus verliert allmählich an Größe und Färbbarkeit und verschwindet nach Eintritt der Diakinese, in der 12 Chromosomen gebildet werden. Die Chromosomen sind zunächst stäbchenförmig, ziehen sich aber im Geministadium stark zusammen und werden fast punktförmig. Ihre paarige Anordnung ist kaum zu erkennen. (Abb. 32.)

Es folgen nunmehr die allotypischen Teilungen, die so rasch nacheinander verlaufen, daß man gewöhnlich in derselben Anthere sowohl heterotypische als auch homöotypische Teilung beobachten kann. Während der heterotypischen Teilung wird eine breite Spindel angelegt, die mehr als die Hälfte der Pollenmutterzelle ausfüllt. Trotzdem liegen die Chromosomen so dicht nebeneinander, daß sie in diesem Stadium nicht einwandfrei gezählt werden können. (Abb. 33-34.) Die Spindeln der homöotypischen Teilung laufen parallel, sind erheblich dünner und vom Rand der Zelle ziemlich weit entfernt. (Abb. 35.)

Nach der Tetradenbildung liegen die Kerne zunächst unmittelbar an der Peripherie der Pollenmutterzelle, wandern dann aber etwas in Richtung zur Mitte. Nunmehr schreiten sie nach Degeneration des ursprünglich angelegten Phragmoplasten zur Wandbildung, die nach dem simultanen Furchungstyp erfolgt. Nach vollzogener Trennung bleiben die jungen Pollen noch kurze Zeit im Tetradenverband, bis die Membran der Pollenmutterzelle, die allmählich schleimig und strukturlos geworden ist, sich völlig aufgelöst hat. (Abb. 36.)

Die jungen Pollen besitzen unregelmäßige Gestalt, runden sich dann unter Bildung einer Vakuole ab und bilden die Exine aus, die zunächst als ziemlich breite Membran den Pollen umgibt, durch den Druck der Vakuole jedoch zusammengepreßt wird. Erst nach völliger Ausbildung der Vakuole wird die Antheridiummutterzelle abgegeben. Die beiden Kerne des Pollens liegen an der Peripherie, von einer dünnen Plasmaschicht umgeben. Allmählich füllt das Plasma die Vakuole aus, darauf wandert der Pollenschlauchkern in die Mitte des Pollens und die Antheridiummutterzelle dringt in das Innere des Plasmas des Pollenschlauchkerns ein.

Der reife Pollen besitzt die Form eines Tetraeders. Seine Exine ist dünn und hebt sich scharf vom Plasma ab. An einzelnen Stellen, an denen später der Pollenschlauch austritt, zeigt sie Verdünnungen.

Das Tapetum beginnt seine Entwicklung im präsynaptischen Stadium der Pollenmutterzellen. Seine Zellen vergrößern sich und zeigen bereits die ersten Ansätze zur Vakuolenbildung. Trotzdem bleiben sie zunächst einkernig. Die Kerne teilen sich erst verhältnismäßig spät, d. h., wenn die Pollenmutterzellen bereits im Stadium der Diakinese begriffen sind. Die Degeneration der Tapetenzellen verläuft dann auf die übliche Weise, indem das Plasma immer spärlicher wird und an seine Stelle zunächst große Vakuolen treten, bis schließlich auch die Zellwände resorbiert werden. Die Kerne desorganisieren später als das Plasma. Während der Degeneration, die im beginnenden Vakuolenstadium der Pollen beendet ist, lösen die Tapetenzellen sich nicht von der Wand ab.

Weibliche Haploidgeneration.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration setzt genau gleichzeitig mit der der männlichen ein, während es im Allgemeinen für die Verbenaceen charakteristisch ist, daß die Pollen sich weit eher als die Samenanlage entwickeln.

Bei Beginn der Entwicklung ragt der Nuzellus noch über das Integument hinaus. Das Archespor ist einzellig und wird ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle, die von einer Nuzellusepidermis umgeben wird. Im typischen Stadium der Synapsis zeigt die Embryosackmutterzelle analog der Pollenmutterzelle ein im vergrößerten Kernlumen zentral gelegenes Kernkörperchen und das dichte Fadenknäuel, das sich zwischen Nukleolus und Kernwand befindet. Das Integument hat sich nunmehr völlig bis auf die Mikropyle geschlossen.

Während des Diakinesestadiums konnten auch bei der weiblichen Haploidgeneration 12 Chromosomen gezählt werden. Auf die Diakinese folgen die im Einzelnen nicht beobachteten allotypischen Teilungen, aus der die vier Makrosporen, die in einer Reihe hintereinander liegen, hervorgehen. Stets entwickelt sich die der Chalaza zunächst liegende allein weiter, während die anderen degenerieren, und zwar so schnell, daß schon zur Zeit der Bildung des zweikernigen Embryosackes nichts mehr von ihnen zu sehen ist.

Während die Nuzellusepidermis allmählich degeneriert, entwickelt sich auf normale Weise der reife Embryosack. Im Zweikernstadium entwickelt sich unter Auseinanderweichen der Kerne die Vakuole, die sich auch während der folgenden beiden Teilungsschritte ständig vergrößert. (Abb. 37.) Im vierkernigen Embryosack liegen die Kerne des mikropylaren Teils hintereinander, die des chalazalen jedoch nebeneinander. (Abb. 38.) Der reife Embryosack hat die normale Gliederung. Die drei Antipoden sind klein und degenerieren sehr rasch. Die Polkerne liegen ohne zu verschmelzen in der Mitte

und trennen durch eine Plasmabrücke die Vakuole in einen mikropylaren und chalazalen Teil. Sie sind sehr groß und besitzen einen großen stark gefärbten Nukleolus, der das Innere des Kerns fast völlig ausfüllt, sodaß das Kernlumen kaum noch erkennbar ist. Eizelle und Synergiden zeigen die übliche Gestalt. Ihr Plasma ist dicht und schaumig. Jede von ihnen besitzt eine scharf ausgebildete Vakuole, die sich bei den Synergiden unterhalb, bei der Eizelle überhalb des Kernes befindet.

Befruchtete Stadien waren im vorliegenden Material nicht zu finden. Der unbefruchtete Embryosack degeneriert rasch, wobei sich die Polkerne am längsten erhalten.

Clerodendron incisum. Klotzsch.

Männliche Haploidgeneration.

Es waren in dem zur Verfügung stehenden Material die Stadien vor der Bildung der Pollentetraden nicht zu beobachten. In den jungen Pollentetraden liegen die vier Kerne zunächst unmittelbar an der Peripherie, wandern dann aber, während die Bildung der Trennungswand nach dem „simultanen Furchungstyp" einsetzt, allmählich in das Zentrum der entstehenden vier Pollen. Die Pollen verbleiben noch solange im Tetradenverband, bis die Membran der Pollenmutterzelle sich aufgelöst hat. Der Auflösungsprozeß geht ziemlich langsam durch allmähliches Verschleimen der Membran vor sich.

Die jungen, frei im Antherenfach liegenden Pollen sind zuerst noch unregelmäßig geformt, runden sich aber bald unter Ausbildung der Vakuole ab. Bereits im Faltungsstadium beginnen sie die Exine auszubilden, deren erste Anlagen knötchenförmige Verdickungen sind, die allmählich die ganze Oberfläche des Pollens bedecken. Schließlich umzieht die Exine im Augenblick der beginnenden Vakuolenbildung den Pollen als ziemlich breite, scharf vom Innern abgegrenzte Membran. Durch den Druck der Vakuole wird jedoch die Exine so stark gedehnt, daß sie schließlich ganz dünn wird.

Das Zytoplasma liegt schlauchförmig der Pollenwand an. Nur an der Stelle, an der sich der Kern befindet, ragt es höckerförmig in die Vakuole hinein. Der Kern teilt sich erst, nachdem oder kurz bevor die Vakuole völlig ausgebildet ist. Infolge der segmentförmigen Anlage des Phragmoplasten, der an seinen beiden äußersten Enden der Pollenwand anliegt, besitzt die Antheridiummutterzelle die Form eines Uhrglases.

Unmittelbar nach Teilung des primären Pollenkerns beginnt die Ausfüllung der Vakuole mit Zytoplasma. Der Pollenschlauchkern wandert in die Mitte des Pollens, gefolgt von der durch eine Hautschicht von dem sie umgebenden Plasma abgegrenzten Antheridiummutterzelle.

Der reife Pollen hat die Form eines Tetraeders, dessen Oberfläche mit warzenförmigen Verdickungen besetzt ist.

Die Tapetenzellen sind im Stadium der Tetradenbildung der Pollenmutterzelle bereits zweikernig. Sie haben sich von der Antherenwand abgelöst, ohne jedoch zunächst den Zusammenhang miteinander zu verlieren, sodaß das Tapetum wie ein geschlossener Ring zwischen Antherenwand und Pollen liegt. Die Degeneration der Zellen ist schon ziemlich weit fortgeschritten. Auch die Kerne beginnen bereits zu desorganisieren. Im Innern der Zellen bilden sich zahlreiche Vakuolen, die schließlich zu einer großen Zentralvakuole zusammenschmelzen. Nnunmehr lösen sich die Tapetenzellen voneinander ab, ohne jedoch zwischen die Pollen einzuwandern. Ihre Resorption ist im Vakuolen-Stadium der Pollen beendet.

Weibliche Haploidgeneration.

Erst wenn die männliche Haploidgeneration bereits in das Stadium der Vakuolenbildung der Pollen eingetreten ist. setzt die Entwicklung der Samenanlage ein. Das Archespor ist einzellig. Es wandelt sich ohne Abgabe einer Schichtzelle in die Embryosackmutterzelle um, die durch ihre Größe und den intensiv gefärbten Kern auffällt. Sie ist umgeben von einer Nuzellusepidermis, die jedoch bald zu degenerieren beginnt und schon im Stadium des zweikernigen Embryosackes nahezu völlig resorbiert ist.

Im Pachynemastadium der Synapsis zeigt sich ein dichtes Fadenknäuel, das zwischen Kernwand und Kernkörperchen gelagert ist. Die Stadien der Diakinese und der allotypischen Teilungen waren im vorliegenden Material nur mangelhaft zu beobachten. Auch die Zahl der Chromosomen konnte nicht festgestellt werden. Aus der homöotypischen Teilung gehen vier hintereinander liegende Makrosporen hervor, von denen die der Chalaza zunächst liegende durch ihre Größe und gute Differenzierbarkeit erkennen läßt, daß sie sich allein weiter entwickelt. Die anderen sind schon im Zweikernstadium des Embryosacks gänzlich zerfallen.

Der reife Embryosack wird auf normale Weise gebildet und zeigt das typische Aussehen. Wie stets bei den Verbenaceen degenerieren die Antipoden, die hier hintereinander liegen, sehr rasch. Die Polkerne wandern in die Mitte des Embryosacks und verschmelzen sogleich miteinander, während sie bei der Mehrzahl der Verbenaceen sich erst bei oder kurz vor eintretender Befruchtung zu vereinigen pflegen. Sie liegen in einer Plasmabrücke, die sich von der Chalaza zur Mikropyle zieht und die Vakuole in zwei Längshälften zerlegt. Eizelle und Synergiden sind klein aber gut differenziert und lassen ihre Vakuolen deutlich erkennen (Mikrophoto 1).

Die Befruchtung erfolgt in der Weise, daß der Pollenschlauch in eine der Synergiden eindringt. Die andere Synergide bleibt noch lange Zeit erhalten, bis sich schließlich ihr Plasma in eine schleimige Masse umwandelt und die Zellwand aufgelöst wird. Die Endosperm-

entwicklung erfolgt nach dem zellulären Typ. Es kommt jedoch nicht zur Ausbildung von Haustorien. Deren Funktion werden vielmehr von den beiden Zellpaaren übernommen, die der Chalaza bzw. der Mikropyle zunächst liegen. Diese Zellpaare strecken sich und zeigen durch Vermehrung des Zytoplasmas und Vergrößerung der Kerne, daß sie sich in erhöhter Tätigkeit befinden. Sie bleiben einkernig. Die Kerne liegen stets an der Basis der Zellen. Die beiden an der Chalaza gelegenen Zellen entwickeln sich weit stärker wie die an der Mikropyle und dringen ziemlich tief in den Funiculus vor, wo sich ein kleinzelliges Gewebe gebildet hat. (Abb. 39.) Die befruchtete Eizelle behält zunächst ihre ursprüngliche Lage bei, wächst aber nach Ausbildung des Endosperms bis etwa zu dessen Mitte vor.

Clerodendron calamitosum L.

Männliche Haploidgeneration.

Die Pollenmutterzellen liegen in einer Reihe hintereinander in der Anthere. Im präsynaptischen Stadium sind die dicht mit Zytoplasma gefüllt und besitzen einen großen Kern. (Abb. 40 u. Mikrophoto 10.) Noch vor Eintritt der Diakinese lösen sich die Zellen voneinander ab. Diakinese und allotypische Teilungen verlaufen normal. Bei der homöotypischen Teilung liegen die Kernspindeln nebeneinander. Die Kerne der Pollentetrade sind zunächst wandständig, wandern aber kurz vor Beginn der Wandbildung, die nach dem simultanen Furchungstyp erfolgt, mehr zur Mitte. Die jungen Pollen verbleiben noch eine Weile bis zur völligen Degeneration der Membran der Pollenmutterzelle im Tetradenverband. (Abb. 41.)

Die jungen einkernigen Pollen besitzen zunächst unregelmäßige Gestalt, runden sich aber dann unter Ausbildung der Vakuole ab. Ihre Exine wird bereits im Faltungsstadium angelegt und durch den Druck der Vakuole gedehnt. Während der Vakuolenbildung wird die Antheridiummutterzelle abgegeben.

Allmählich füllt sich die Vakuole mit Zytoplasma und die vorher an der Peripherie gelegenen Kerne wandern in das Innere des Pollens, wo die von einer Hautschicht umgebene Antheridiummutterzelle spindelförmige Gestalt annimmt. Der reife Pollen ist kreisrund. (Abb. 42.)

Die Tapetenzellen werden während des Diakinesestadiums der Pollenmutterzelle durch Mitose zweikernig. Bald darauf beginnen sie zu vakuolisieren und lösen sich von der Antherenwand ab. Ihre Kerne liegen stets auf der den Pollen abgewandten Seite. Nachdem sie unter gleichzeitiger Degeneration des Zytoplamas die zahlreichen Vakuolen in eine einzige vereinigt haben, zerfallen die Kerne und die Wände der Zellen lösen sich auf. Die Degeneration ist im Faltungsstadium der Pollen beendet.

Weibliche Haploidgeneration.

Erst im Faltungsstadium der Pollen setzt die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration ein. Aus dem einzelligen Archespor geht ohne Abgabe einer Schichtzelle direkt die Embryosackmutterzelle hervor, die von einer Nuzellusepidermis umgeben wird. In diesem Stadium hat das Integument noch nicht völlig den Nuzellus umgeben.

Im typischen Synapsisstadium ist das sehr dichte Fadenknäuel zwischen Kernkörperchen und Kernwand gelagert. Die Makrosporenmutterzelle übertrifft die sie umgebenden Zellen um etwa das Vierfache an Größe.

Es folgt nunmehr das Stadium der Diakinese und der allotypischen Teilungen, aus denen die vier Makrosporen hervorgehen, die auch hier wie bei allen Verbenaceen außer Verbena officinalis in einer Reihe hintereinander liegen. (Abb. 43.) Die Chalazale entwickelt sich allein weiter, die drei anderen degenerieren so rasch, daß sie schon zur Zeit der Bildung des zweikernigen Embryosacks resorbiert sind. Auch die Nuzellusepidermis löst sich auf, doch kann man Reste ihrer Zellen noch im Stadium des jungen reifen Embryosacks wahrnehmen.

Die Entwicklung des Embryosacks verläuft normal. Im vierkernigen Embryosack liegen die Kerne entweder in einer Reihe hintereinander, oder die Teilungsebene des an der Chalaza liegenden Kernpaares ist um 90 Grad gedreht, sodaß die Kerne an die Mikropyle hinter-, die an der Chalaza jedoch nebeneinander liegen. (Abb. 44-45.) Im achtkernigen Stadium läßt sich deutlich eine paarige Anordnung der Kerne erkennen. (Abb. 46.)

Im reifen Embroyasack verfallen die Antipoden umgehend der Degeneration. Die beiden Polkerne verschmelzen analog denen von Clerodendron incisum sogleich nach ihrem Zusammentreffen.

Die Befruchtung selbst konnte im vorliegenden Material nicht beobachtet werden, doch stand Endosperm in älteren Stadien reichlich zur Verfügung. Das Endosperm ist zellulär und vielzellig, doch kommt es nicht zu einem Hinaustreten des Endosperms aus der Mikrozyle, wie es Schwencke bei Clerodendron ugandense beschreibt Die Zellen am chalazalen und mikropylaren Ende des Endosperms werden länger, füllen sich dichter mit Zytoplasma als die anderen Zellen und übernehmen haustoriale Funktionen. Sie bleiben jedoch einkernig. Der junge Embryo wächst bis zur Mitte des Endosperms vor.

Clerodendron trichotomum Thunb.

Männliche Haploidgeneration.

Im vorhandenen Material kamen jüngere Stadien der männlichen Haploidgeneration nicht zur Beobachtung. Der reife Pollen hat die

Form eines Tetraeders. Seine Exine ist dünn und an einzelnen Stellen, an denen später der Pollenschlauch austritt, ausgespart. Sie ließ eine Gliederung nicht erkennen. Im Innern des dicht mit Zytoplasma gefüllten Pollens liegt der Pollenschlauchkern, von dessen Plasma sich die spindelförmige Antheridiummutterzelle durch eine Hautschicht abgegrenzt hat. Außen ist der Pollen mit kurzen borstenartigen Auswüchsen bedeckt. Das Tapetum ist in diesem Stadium naturgemäß schon degeneriert.

Männliche und weibliche Haploidgenration kommen bei Cl. trichotomum nicht gemeinsam zur Entwicklung. Entweder degeneriert die Samenanlage schon im Stadium der Embryosackmutterzelle, oder die Pollen werden im Vierkernstadium des Embryosackes taub. In diesem Falle werden die Antheren noch vor der endgültigen Reife des Embryosackes abgeworfen.

Weibliche Haploidgeneration.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration konnte erst vom Stadium des vierkernigen Embryosackes ab beobachtet werden. Offenbar beginnen männliche und weibliche Haploidgeneration ihre Entwicklung gleichzeitig (analog Clerodendron Fargesii), doch ist Clerodendron trichotomum, wie schon bei der Beschreibung der Pollen erwähnt wurde, diözisch geworden, sodaß nur die Hälfte der Makrosporen zur Ausbildung des Embryosacks gelangt, während die andere Hälfte bald degeneriert und in Präparaten, in denen sich reife Pollen befinden, nichts mehr von der Samenanlage zu sehen ist.

Der vierkernige Embryosack hat das normale Aussehen. Die an der Mikropyle gelegenen Kerne liegen hintereinander, die an der Chalaza befindlichen schräg nebeneinander. Nach dem nächsten Teilungsschritt wird der reife Embryosack gebildet. Sein Eiapparat besteht aus der sehr kleinen Eizelle und Synergiden, die dicht mit Zytoplasma gefüllt sind. Die Polkerne liegen etwa in der Mitte des Embryosackes, etwas mehr nach der Richtung der Mikropyle zu und die drei Antipoden, die sehr schnell degenerieren, liegen hintereinander. Eine Plasmabrücke zieht sich, die Vakuole halbierend, längs durch den Embryosack.

Befruchtung wurde nicht beobachtet. Bevor der unbefruchtete Embryosack degeneriert, vereinigen sich die beiden Polkerne. Während der Degeneration füllt er sich mit kleinen Stärkekörnern.

Clerodendron Fargesii Dode.

Männliche Haploidgeneration.

Die in einer Reihe liegenden Pollenmutterzellen beginnen sich bereits im Synapsisstadium voneinander abzulösen, indem das Plasma sich zusammenzieht, während die ursprünglich angelegte Mittel-

lamelle zerfällt, sodaß die Zellen frei im Antherenfach liegen. (Abb. 47.)

Im typischen Synapsisstadium besitzen sie ein stark verklumptes zwischen Nukleolus und Kernwand gelegenes Fadenknäuel. Es folgen rasch hintereinander Diakinese und allotypische Teilungen. Bei der Reduktionsteilung wird eine breite Spindel angelegt. Trotzdem liegen die Chromosomen so eng aneinander, daß eine Zählung unmöglich ist. Die Spindeln der homöotypischen Teilungen sind parallel zueinander angeordnet. Sie sind schmal und strecken sich fast durch die ganze Pollenmutterzelle. (Abb. 48.)

Die Trennung der jungen, in der Tetrade vereinigten Pollen erfolgt nach dem simultanen Furchungstyp. Bis die Membran der Pollenmutetrzelle degeneriert, verbleiben sie noch im Tetradenverband. Darauf treten sie in das Faltungs- und Vakuolenstadium. Erst nach völliger Ausbildung der Vakuole wird die Antheridiummutterzelle abgegeben. Jetzt, also außergewöhnlich spät, setzt die Ausbildung der Exine ein. Die Membran des Pollenkorns verdickt sich, wird undifferenzierbar und hebt sich scharf vom Plasma ab, das allmählich die Vakuole ausgefüllt hat.

Auf das Fehlen der Exine im Vakuolenstadium dürfte es zurückzuführen sein, daß in den mir vorliegenden Präparaten infolge Plasmolyse sich das Plasma mit den Kernen von der Wand abgelöst hatte und frei im Innern des Pollens lag, sodaß der Eindruck entstand, als ob die Vakuole um das Plasma herum gebildet worden wäre.

Der reife Pollen besitzt die Gestalt eines Tetraeders. Man erkennt die Austrittsstellen des Pollenschlauches in einzelnen Verdünnungen der Exine. Der Pollen ist dicht mit kurzen stacheligen Gebilden besetzt. In seinem Innern liegen der vegetative Kern und die spindelförmige Antheridiummutterzelle. (Abb. 49.)

Das Tapetum wird im Synapsisstadium der Pollenmutterzelle zweikernig. Die Bildung der beiden Kerne erfolgt auf dem Wege einer normalen Kernteilung. Die Tapetenzellen lösen sich kurz darauf von der Wand der Anthere ab, ohne aber zwischen die Mikrosporenmutterzellen zu wandern und ohne ihre Individualität aufzugeben. Sie bleiben ziemlich klein, d. h. nur etwa doppelt so groß, wie die Zellen der Anthere. Auch ihre Kerne sind klein und sehr gut differenzierbar, während die Kerne der Tapetenzellen der anderen Verbenaceen meist schon kurz nach ihrer Entstehung Degenerationserscheinungen zeigen. Im Stadium der allotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen beginnen die Tapetenzellen zu zerfallen, bilden aber nur kleine Vakuolen und geben ihr Zytoplasma ganz allmählich ab, sodaß der Zellinhalt im Lauf der fortschreitenden Degeneration immer lockerer wird. Erst ganz spät degenerieren die Kerne, indem sie in einzelne Chromatinklumpen zerfallen. Vor dem Zerfall wandern sie auf die den Pollen abgewandte Seite, während die Vakuole stets den Pollen zugewandt ist.

Weibliche Haploidgeneration.

Während bei den Verbenaceen im allgemeinen die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration später beginnt als die der männlichen, im Extrem sogar erst nach völliger Reife der Pollen, entwickeln sich bei Clerodendron Fargesii Makro- und Mikrosporenmutterzellen gleichzeitig.

Aus dem einzelligen Archespor geht ohne Abgabe einer Schichtzelle die Embryosackmutterzelle hervor, die im präsynaptischen Stadium nicht viel größer als die sie umgebenden Zellen des Nuzellus ist, allmählich aber auf das 6—7fache des ursprünglichen Volumens heranwächst. Im typischen Stadium der Synapsis liegt das Fadenknäuel zwischen Kernwand und Nukleolus.

Bei der Diakinese konnten 12 Chromosomen festgestellt werden. Die Chromosomen sind stäbchenförmig. Sie liegen an der Peripherie des Kerns.

Es folgen die allotypischen Teilungen, aus denen die vier hintereinander liegenden Makrosporen hervorgehen. Die Chalazale ist von vornherein größer als die anderen und als einzigste gut differenzierbar. Die drei der Mikropyle zugewandten Makrosporen degenerieren rasch und sind schon im Stadium des zweikernigen Embryosacks völlig resorbiert. Gleichzeitig löst sich auch die Nuzellusepidermis auf, so daß der Embryosack frei im Innern der vom Integument umschlossenen Höhle liegt.

In normaler Weise entsteht nun durch drei Teilungsschritte der reife Embryosack. Im Vierkernstadium liegen die durch die Vakuole getrennten Kernpaare am mikropylaren Ende neben-, am chalazalen hintereinander. Der reife Embryosack zeigt die normale Differenzierung in Eizelle mit Synergiden, Polkerne und Antipoden. Die Polkerne wandern in die Mitte des Embryosacks, wo sie, ohne zu verschmelzen, hintereinander liegen bleiben. Auch die Antipoden liegen hintereinander. Sie degenerieren rasch.

Befruchtung war nicht zu beobachten. Die unbefruchteten Embryosäcke degenerieren bald.

Zusammenfassung.

Männliche Haploidgeneration.

Haploidzahl.

Kanda gibt in seiner Untersuchung über Verbena angustifolia als Haploidzahl die Zahl 4 an. Diese Angabe wird von Schwencke bezweifelt, nicht nur deswegen, weil Kanda für die Zählung der Chromosomen, wie aus den Zeichnungen hervorgeht, nur die Spindel der Reduktionsteilung zur Verfügung stand, sondern auch besonders weil sowohl Kanda als auch Schwencke für sämtliche andere Arten der Gattung Verbena die Haploidzahl 6 fanden. Die Möglichkeit, daß es sich bei diesen Arten um Kreuzungen zwischen solchen einer 4 und einer 8kernigen Art handle, lehnt Schwencke mit folgender Begründung ab: „Es steht außer Zweifel, daß auch auf Grund der geographischen Verbreitung die Verbenaceen mit der Haploidzahl 6 als gute Arten anzusehen sind." Ueberdies fand Schwencke bei Callicarpa jap. die Haploidzahl 18, also das Dreifache von 6, sodaß er zu dem Schluß kommt, „daß die Zahl 6 als Grundzahl für die Verbenaceen angesehen werden muß". Es galt also, diese Frage noch einmal zu prüfen.

Tatsächlich konnte ich feststellen, daß auch in den von mir untersuchten Arten die Haploidzahl stets 6 oder ein Vielfaches davon betrug. Die Angabe Kandas muß also auf einen Beobachtungsfehler beruhen, was verständlich ist, da die Zählung der Chromosomen während der Reduktionsteilung sehr schwierig ist wegen ihrer teilweisen Ueberlagerung in der Spindel. (Eine Tatsache, auf die schon Schwencke hinweist und die ich auf Grund meiner Untersuchungen vollauf bestätigen kann. Der Versuch, die Chromosomenzahl aus anderen Stadien als denen der Diakinese zu ermitteln, führt bei den Verbenaceen fast stets zu Fehlresultaten.)

Es folgt jetzt eine Aufstellung der Haploidzahl der bisher untersuchten Arten unter Weglassung von Verbena angustifolia nach ihrer Stellung im System.

	Haploidzahl
Verbena officinalis	6
„ urticifolia	6
„ hastata	6
„ stricta	6
„ hastate x stricta	6
Canadea aubletia	6
Lantana trifolia	24
Stachytarpheta cayenennsis	24
Priva lapulacea	6
Duranta Plumieri	18
Callicarpa japonica	18
Vitex Agnus-Castus	12
Clerodendron Fargesii	12

Für die Tribus der Euverbeneae ist also die Haploidzahl konstant 6, für die der Lantaneae 24. Bei den anderen Tribus stand immer nur ein Exemplar zur Verfügung. Immerhin kann mit Gewißheit gesagt werden, daß die Grundzahl 6 oder deren Vielfaches für alle Verbenaceen charakteristisch ist. Phylogenetische Schlüsse aus der Chromosomenzahl zu ziehen, ist aber deswegen unmöglich, weil selbst innerhalb der einzelnen Unterfamilien deren Zahl schwankt. So haben wir allein in der Unterfamilie der Verbenoideen die Haploidzahl 6, 18 und 24, innerhalb der der Viticoideen 12 und 18. Der Versuch Schwenckes, die Einordnung der Viticoideen hinter die Verbenoideen auch aus den Haploidzahlen zu erklären, läßt sich also nicht durchführen.

Pollenmutterzellen.

Es findet sich an verschiedenen Stellen innerhalb der Familie die Tendenz, unter bedeutender Volumenvermehrung der Pollenmutterzellen deren Zahl stark zu reduzieren. Dieses Bestreben findet sich unabhängig voneinander in den Unterfamilien der Verbenoideen und Viticoideen. So werden bei den Euverbeneae (nach Schwencke) und bei den Clerodendreae die Pollenmutterzellen nur noch in einer Reihe angelegt, während bei Stachytarpheta die Reduktion soweit geht, daß überhaupt nur noch 4 Mikrosporenmutterzellen gebildet werden, von denen bei Stachytarpheta indica 2, bei Stachytarpheta cayennensis sogar 3 im Stadium der Tetradenteilung degenerieren. Bei den homöotypischen Teilungen sollen nach den Angaben Kandas und Schwenckes die Spindeln über Kreuz liegen. In den von mir untersuchten Arten waren allerdings die Spindeln stets parallel angeordnet.

Tetradenteilung.

Die Teilung innerhalb der Pollenmutterzellen erfolgen stets nach dem nukleären Typus, wie schon Schwencke feststellt. Dabei befinden sich die Kerne zunächst an der Peripherie, um dann, jedoch noch vor Ausbildung der Trennungswände, in die Mitte der anzulegenden 4 Pollen zu wandern.

In Bezug auf die Tetradenbildung gibt Kanda bei Verbena angustifolia 2 Typen an. Entweder soll die ganze Substanz der Pollenmutterzellen für die Tetradenbildung verwandt werden, oder ein Teil ihres Zytoplasmas soll zunächst erhalten bleiben und eine Wand, die allmählich degeneriert, um die Tetrade bilden. Schon Schwencke wies an Hand der Zeichnungen Kandas darauf hin, daß Kanda die verschleimende Membran der Pollenmutterzellen für Reste des Zytoplasmas angesehen hatte. Tatsächlich wird stets das gesamte Zytoplasma zur Bildung der Pollen herangezogen.

Die Ausbildung der Trennungswände zwischen den 4 jungen Pollen vollzieht sich bei allen Verbenaceen nach dem Schema des „simultanen Furchungstypus". Bemerkenswerter Weise treten bei

Callicarpa japonica (Schwencke) sowie bei Stachytarpheta cayennensis und Premna integrifolia in der Mitte der Pollenmutterzellen ein dreizipfliger Spalt auf, der nur so gedeutet werden kann, daß die Zellwandbildung gleichzeitig von außen und von innen einsetzt.

Reife Pollen und Tapetum.

Die reifen Pollen sind stets nur zweikernig, während bereits bei den Labiaten dreikernige Pollenkörner auftreten. Die Abgabe der Antheridiummutterzelle erfolgt während oder kurz nach der Entwicklung der Vakuolen.

Zuletzt sei noch auf das Verhalten des Tapetums eingegangen. Da nach Schürhoff das Auftreten dreikerniger Pollen gewöhnlich mit der Bildung eines Periplasmodiums verbunden ist, die Verbenaceen jedoch ausschließlich nur zweikernige Pollen besitzen, so ist es nicht verwunderlich, daß es bei ihnen in keinem Fall zur Bildung eines Periplasmodiums kommt. Die Tapetenzellen lösen sich fast stets gemeinsam von der Antherenwand ab, ohne sich zunächst voneinander zu trennen, sodaß in jüngeren Stadien ein geschlossener Tapetumring zwischen Antherenwand und Pollen liegt, der erst später an verschiedenen Stellen reißt. Nur bei Lantana wandern einzelne Zellen bzw. Zellkomplexe zwischen die Pollenkörner ein, ohne jedoch ein Periplasmodium zu bilden. Die Tapetenzellen sind meistens zweikernig, nur bei Verbena (Schwencke), Callicarpa und Premna treten vierkernige Zellen auf. Die Zellteilung erfolgt durch Mitose.

Stellung im System.

Aus der oben geschilderten Einheitlichkeit in der Haploidgrundzahl, der Zweikernigkeit der Pollen und der Tapetumentwicklung ergibt sich, daß die Verbenaceen in ihrer männlichen Haploidgeneration durchaus zusammengehören. Nicht möglich ist es hingegen, über die Stellung der einzelnen Tribus innerhalb der Familie aus der Entwicklung der männlichen Haploidgeneration Schlüsse zu ziehen, da nicht nur die aus der Grundzahl 6 abgeleitete Haploidzahl innerhalb der einzelnen Tribus selbst schwankt, sondern auch die Tendenzen der Pollenmutterzellenreduktion und des Vierkernigwerdens des Tapetums an so verschiedenen Stellen auftreten, daß eine Umgruppierung der Tribus nach diesen Gesichtspunkten auch solche Pflanzen auseinanderreißen würde, die nach ihrer anatomischen und morphologischen Struktur zweifellos eng verwandt sind.

Von ihren nächsten Verwandten, den Labiaten, unterscheiden sich die Verbenaceen dadurch, daß die Letzteren dreikernige Pollen besitzen (nur Salvia soll zweikernige Pollen haben [Guérin]), und bei einzelnen Arten ein wenn auch nur kurze Zeit bestehendes Periplasmodium auftritt. Als Haploidgrundzahl muß nach den Untersuchungen z. B. bei Mentha von Schürhoff, Wolf, Laws und Lietz die Zahl 9 angesehen werden. Ueber die Haploidgrundzahl

der Borraginaceen läßt sich zur Zeit noch nichts Positives sagen, da die bisher gefundenen Werte zwischen 12, 18—20 und 30 schwanken. Bei den Borraginaceen wird über das Auftreten dreikerniger Pollen berichtet (Strasburger 1884).

Weibliche Haploidgeneration.

Archespor.

Die Samenlage ist unitegminat, tenuinuzellat. Das Archespor ist einzellig. Lediglich bei Premna integrifolia findet sich ein zweizelliges Archespor. Es handelt sich hier offensichtlich um ein primitives Verhalten, das auf ein früher vorhandenes mehrzelliges Archespor hinweist, aus dem man sich ja das einzellige durch Reduktion hervorgegangen denken muß. Solche primitiven Entwicklungen finden sich bei verschiedenen Familien der Sympetalen, so insbesondere auch bei den den Verbenaceen nahe verwandten Labiaten, wo Strasburger (1870) bei Lamium und Schnarf (1917) bei Galeopsis von dem Auftreten zweier Archesporzellen berichten. Andere Familien, in denen zwei- oder mehrzelliges Archespor vorkommt, sind: Myrsinaceen (Kersten 1891), Rubiaceen (Lloyd 1902), Caprifoliaceen (Lagerberg 1909), Campanulaceen (Jönsson 1881), Compositen (Palm 1914, Holmgren 1919, Parano 1921, Tahara 1921).

Die Weiterentwicklung der Archesporzellen kann bei Premna integrifolia in zweierlei Weise erfolgen. Entweder entwickeln sich beide bis zum vierkernigen Embryosack weiter, um dann gemeinsam zu degenerieren, oder die eine degeneriert bereits im Stadium der Makrosporentetrade, während die andere den normalen Embryosack ausbildet. In keinem Fall gingen aus den beiden Archesporzellen zwei reife Embryosäcke hervor.

Makrosporen.

Die vier Makrosporen liegen bei den Verbenaceen stets in einer Reihe hintereinander. Nur bei Verbena officinalis findet sich nach Schwencke neben dieser Anordnung auch noch eine solche, in der die an der Mikropyle befindlichen Makrosporen neben, die beiden anderen aber hintereinander liegen. Von den Makrosporen entwickelt sich die der Chalaza zunächst liegende allein weiter. Eine Ausnahme macht allerdings Citharexylum ilicifolium, bei der die zweitunterste zum Embryosack wird. Im allgemeinen degenerieren die überzähligen Makrosporen rasch. Bei Avicennia officinalis bleiben sie jedoch bis nach der Befruchtung erhalten (Treub 1884).

Reifer Embryosack.

Der Embryosack zeigt den Normaltyp der Angiospermen mit nach unten gerichteter Mikropyle. Er grenzt unmittelbar an das Integument, das, wie schon Schnarf feststellte, denselben Bau wie das

der Labiaten besitzt. Das Integument besteht aus einem gleichmäßigen Zellengewebe, nur bei Verbena officinalis, Verb. venosa und Stachytarpheta ist der Teil, der um die Mitte des Embryosacks liegt, zu einem Tapetum umgestaltet, d. h., die Zellen haben sich gestreckt und senkrecht zum Embryosack gestellt, sind dichter mit Zytoplasma gefüllt und ihr Kern ist vergrößert.

Charakteristisch ist für alle Verbenaceen das schnelle Degenerieren der Antipoden, die schon vor eingetretener Befruchtung resorbiert zu werden pflegen. Bei den meisten Arten sind sie bereits bei ihrer Entstehung so zwergenhaft, daß sie leicht übersehen werden. In Bezug auf ihre Anordnung findet sich in der Familie keine Einheitlichkeit, denn die Antipoden können sowohl hinter als auch nebeneinander liegen, oder auch eine Pyramide bilden, deren Spitze entweder nach der Chalaza oder nach der Mikropyle zu gerichtet ist. Für die einzelnen Arten ist jedoch die Lage der Antipoden stets konstant.

Von den Polkernen berichtet Schnarf in seiner Untersuchung über Verbena officinalis, daß sie ziemlich früh verschmelzen und sich dann stets etwa in der Mitte des unteren von der Mantelschicht umgebenen Abschnittes befinden, wo auch die erste Teilung des Endospermkerns vor sich geht. Dieses Verhalten ist jedoch keineswegs für alle Verbenaceen typisch, wir finden vielmehr bei der Mehrzahl der untersuchten Arten, daß die Polkerne sich etwa in der Mitte des Embryosacks treffen, wo sie ohne zu verschmelzen solange liegen bleiben, bis der Pollenschlauch in die Mikropyle eindringt. Dann erst wandern sie in die Nähe der Eizelle und vollziehen die Vereinigung. Demgemäß findet dann auch die erste Teilung des Endospermkerns in der Nähe der Mikropyle statt.

Es sei noch kurz auf das Verhalten der Nucellusepidermis eingegangen. Kanda stellt fest, daß eine Nucelluskappe längere Zeit über dem Mikropylarende des Embryosacks erhalten bleibt. Diese Beobachtung stelle Schwencke an Hand der Kanda'schen Abbildungen richtig. Er weist darauf hin, daß es sich bei den von Kanda für eine Nucelluskappe angesehenen Zellen in Wirklichkeit um Zellen des Integuments, die von dem sich an der Mikropyle erweiternden Embryosack verdrängt worden sind, handelt.

In der Tat wird die Nucellusepidermis in allen Fällen völlig resorbiert. Die Resorption ist spätestens im Vierkernstadium des Embryosacks vollzogen. In späteren Stadien ist, abgesehen vielleicht von einigen Zellfetzen, nichts mehr von der Nucellusepidermis zu sehen.

Endosperm.

Die Angaben Kandas über die Bildung eines nukleären Endosperms bei Verbena angustifolia sind bereits von Schnarf und Schwencke widerlegt worden, die feststellten, daß das Endosperm sich sofort zellulär teilt. In der Tat würde auch das Auftreten des helobialen Typus bei den Verbenaceen schon deswegen sehr un-

wahrscheinlich sein, weil bei ihren nächsten Verwandten, den Labiaten, übereinstimmend nur von zellulärer Endospermbildung berichtet wird.

Im Einzelnen variiert aber die Entwicklung bei den verschiedenen Gliedern der Familie beträchtlich. Wir finden Arten, bei denen rein zelluläres Endosperm auftritt, ferner solche, die zweikernige, und andere, die vierkernige Haustorien ausbilden. Daneben konnten noch einige Abweichungen vom Normaltyp beobachtet werden.

Die primitivste Form stellt zweifellos die rein zelluläre vor. Sie tritt auf bei Priva lapulacea, Clerodendron calamitosum und Clerodendron ugandense. Es ist dabei zu beachten, daß eine gewisse Differenzierung des Endosperms insofern besteht, als die beiden an der Chalaza und der Mikropyle liegenden Zellpaare etwas größer zu sein pflegen und auch stärker mit Zytoplasma gefüllt sind. Sehr bemerkenswert ist das Verhalten von Cl. ugandense, das Schwenke wie folgt beschreibt: „Es zeigt sich, daß das Endosperm aus der Mikropyle heraus und in den Funiculus eintritt, wo sich eine große Höhlung bildet, die mit zellulärem Endospermgewebe angefüllt wird. Dies funiculare Endosperm ist größer als der Endospermkörper der Samenanlage." Schwencke weist noch besonders darauf hin, daß man dieses Verhalten nicht vergleichen dürfe mit dem Heraustreten einer Riesenhaustorialzelle aus der Mikropyle bei den Balsaminaceen. Es handelt sich hier vielmehr um eine Verlagerung eines Teiles des Endosperms in den Funiculus.

Aehnlich verhält sich Avicennia officinalis. Nach Treub tritt das Endosperm mit dem darin befindlichen Embryo aus der Mikropyle in die Fruchthöhle hinaus, eine einzige enorm große sich verzweigende Zelle ausgenommen, die zunächst den Nucellus, später auch die Plazenta nach allen Richtungen hin durchwuchert. Es handelt sich hier demnach ebenfalls um Endospermverlagerung, jedoch verbunden mit der Progression der Haustorienbildung.

Zu den Arten mit zellulärem Endosperm gehört auch Tectona grandis, da die von Koorders 1896 beschriebenen großen „Saugblasen" am unteren Ende des Embryoträgers, „umgewandelte, mit dem Embryoträger eng verwachsene Endospermzellen", mit dem an der Mikropyle liegenden, stärker entwickelten Zellpaar gleichzusetzen sind.

Eine interessante Zwischenform zwischen den Arten mit rein zellulärem Endosperm und denen mit Haustorien stellt Verbena officinalis dar, bei welcher man an der Chalaza zwar ein zweikerniges Haustor findet, wo sich jedoch an der Mikropyle ein solches, das noch aus zwei einkernigen Zellen besteht, entwickelt hat (Schwencke). Ueberdies wird nach der Kernteilung im chalazalen Haustor noch ein Phragmoplast angelegt, der aber rasch degeneriert. Dieses Verhalten liefert uns den Beweis dafür, daß die Haustorien nicht durch Mehrkernigwerden der Basalzellen, sondern durch Unterdrückung

der Zellwandbildung zwischen ursprünglich selbständigen Zellen entstanden sind.

Endosperm mit zweikernigen Haustorien wird gebildet bei Verbena canadensis, Verb. angustifolia, Lantana trifolia, Stachytarpheta cayennensis, Canadea aubletia und Avicennia officinalis. Stets ist das chalazale Haustor länger und kräftiger entwickelt. Es dringt bis zu den Endungen der Leitbündel des Funiculus vor und übernimmt die Hauptaufgabe bei der Ernährung des Embryos, während das mikropylare rasch degeneriert. Die Kerne liegen hintereinander, die Haustorienbildung geht also nach der von Schwencke bei Verbena officinalis unter Typ 2 geschilderten Weise vor sich. („Beim ersten Teilungsschritt wird eine Querwand gebildet. Die Tochterzellen liegen also in diesem Falle übereinander. In der unteren Tochterzelle bildet sich dann bei der nächsten Teilung eine Längswand, während in der oberen Zelle wieder eine Querwand gebildet wird.") Diese Querwand ist hier bereits degeneriert.

Während das eigentliche Endosperm aller bisher untersuchten Verbenaceen aus parallel verlaufenden Zellsträngen besteht, findet sich bei Canadea aubletia als einzige Ausnahme ein Zellkomplex am chalazalen Ende, der den unteren Teil des Haustors umgibt. Nach oben zu geht er allmählich in den normalen Zellstrang über. Dieser Zellkomplex darf keineswegs mit einem Basalapparat verwechselt werden, da das Auftreten eines Basalapparates stets mit der Bildung nukleären Endosperms im Mikropylarteil verknüpft ist.

Bei Durantha Plumieri, Stachytarpheta indica und vielleicht auch bei Stachytarpheta cayennensis kommt es schließlich noch zur Ausbildung eines vierkernigen chalazalen Haustoriums. Es läßt sich bei Stachytarpheta indica nachweisen, daß das Haustorium zunächst zweikernig ist und erst in späteren Stadien vierkernig wird. Seine Entstehung ist folgendermaßen zu erklären: Nach dem ersten Teilungsschritt des befruchteten Endospermkerns wird eine Querwand gebildet. Bei der darauf folgenden Teilung liegen aber die Kernspindeln quer zur Richtung des Embryosackes, es bildet sich also eine Längswand, die jedoch bei dem endständigen Kernpaar degeneriert. Für diese Annahme spricht, daß die Kerne an der Haustorienbasis nebeneinander liegen. Da das Haustorium bei den oben erwähnten Arten sehr lang wird, so ist anzunehmen, daß der nun folgende Teilungsschritt, bei dem beide Kerne gleichzeitig einen Tochterkern abgeben, eine nachträglich erworbene Eigenschaft ist, durch die die gestörte Kernplasmarelation wieder hergestellt wird.

Uebereinstimmend findet sich also bei den Verbenaceen ein zelluläres Endosperm mit der Tendenz zur Bildung großer Haustorien unter besonderer Bevorzugung des chalazalen. Den primitivsten Typus, rein zelluläres Endosperm, zeigt die Unterfamilie der Viticoideen. Bei der Unterfamilie der Avicennioideen haben wir zweikernige, bei der der Verbenoideen zwei- und vierkernige Haustorien. Die Ten-

denz zur Verlagerung des Endosperms findet sich unabhängig voneinander in je einer Art der Viticoideen und Avicennioideen.

Scharf unterscheidet sich die weibliche Haploidgeneration der Verbenaceen von der der Borraginaceen, bei denen entweder zelluläres Endosperm mit Mikropylarhaustorium, oder aber zelluläres Endosperm mit der Entwicklungstendenz zu einem nukleären mit kleinem Chalazalhaustorium auftritt (Svensson 1925). Viel enger ist, wie zu erwarten, die Verwandtschaft zu den Labiaten. Auch bei den Labiaten finden wir zelluläres Endosperm mit der Tendenz zur Bildung von Haustorien, die aber hier bereits vielkernig werden konnen (Schnarf 1917, Schürhoff 1928, Laws 1929). Allerdings sind bei den Labiaten die mikropylaren Haustorien stets stärker als die chalazalen ausgebildet.

Literaturverzeichnis

Dahlgren, V.: Notes on the ab initio cellular endosperm. Bot. Notiser, 1923.

Hofmeister, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. I. 1858.

Jönsson, B.: Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling. Bot. Notiser 1881.

Kanda, M.: Field and laboratory studies of Verbena Bot. Gazette vol. 69. 1920.

Koorders, S. H.: Morphologische und physiologische Embryologie von Tectona grandis L. Englers Jahrb. f. syst. Bot. 1896.

Laws: Zytologische Untersuchungen über den Formenkreis von Lavandula spica L. Dissertation 1930.

Lietz, J.: Beiträge zur Zytologie der Gattung Mentha. Dissertation Berlin 1930.

Nemeč, B.: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 1910.

Schnarf, K.: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. Denkschr. der Kais. Akademie der Wissenschaften, Wien. Bd. 94, 1917.

Schnarf, K.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Ueber zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung. Oest. bot. Zeitschrift Band 74, 1925.

Schnarf, K.: Embryologie der Angiospermen. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie Band X/2, 1929.

Schürhoff, P. N.: Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen, 1924.

Schürhoff, P. N.: Die Zytologie der Blütenpflanzen, 1926.

Schwencke, H.: Zytologische Untersuchungen einiger Verbenaceen. Dissertation Berlin 1931.

Strasburger, E.: Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. Bot. Zeitung Bd. 37. 1879.

Sugiura, T.: A list of chromosome numbers in Angiospermous plants. Bot. Magazin Tokyo. Bd. 45. 1931.

Svensson, H. G.: Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermentwicklung. Dissertation Upsala 1925.

Treub, M.: Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. A. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg Bd. 4, 1884.

Wolf, P.: Zytologische Untersuchungen über verschiedene Formen von Mentha piperita. Dissertation Berlin 1928.

Lebenslauf.

Am 21. Februar 1908 wurde ich, Helmut Hermann Edmund Patermann, als Sohn des Apothekenbesitzers Eduard Patermann in Berlin-Schöneberg geboren. Ich besuchte das Werner-Siemens-Real-Gymnasium in Berlin und trat nach Bestehen der Reifeprüfung im Frühjahr 1926 in die Borussia-Apotheke, Berlin-Schöneberg, als Praktikant ein. Das pharmazeutische Vorexamen legte ich im März 1928 in Berlin ab und bezog nach Absolvierung des vorgeschriebenen Assistentenjahres die Universität zu München und Berlin und die technische Hochschule zu Braunschweig, an der ich im August 1931 das pharmazeutische Staatsexamen bestand. Seit dieser Zeit beschäftigte ich mich mit botanisch-zytologischen Studien im botanischen Museum zu Berlin-Dahlem.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten Brieger, Diels, Gaßner, Gilg, Horrmann, Mannich, Schürhoff, Suessenguth, Wieland. Allen meinen Lehrern sage ich hiermit meinen ergebensten Dank.

Tafel 1.

Canadea aubletia.

1. 4kern. Embryosack. Die Teilung des an der Chalaza liegenden Kernes erfolgt später als die des mikropylaren. (Vergr. 650fach.)
2. Endosperm mit zweikernigem chalazalem Haustorium und zwei schlauchförmigen einkernigen Zellen an der Mikropyle, Eizelle und Suspensor. (Vergr. 150fach.)

Lantana trifolia.

3. Diakinese der Pollenmutterzelle. Haploidzahl 24. (Vergr. 1600fach.)
4. Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle (Vergr. 1600fach).
5. Homöotypische Teilung der Pollenmutterzelle (Vergr. 1600fach).
6. Pollentetrade (Vergr. 1600fach).

Stachytarpheta cayennensis.

7. Diakinese der Pollenmutterzelle. Haploidzahl 24. Die Pollenmutterzelle erlangt eine für die Verbenaceen ungewöhnliche Größe. (Vergr. 1600fach.)
8. Im Tetradenstadium degenerierende Pollenmutterzelle. In den Kernen hat bereits der Zerfall des Nukleolus in einzelne Chromatinklumpen stattgefunden. Die Form der Zelle ist unregelmäßig. (Vergrößerung 1600fach.)
9. Normale Pollentetrade. Beginn der Wandbildung nach dem „simultanen Furchungstypus". (Vergr. 1600fach.)
10. Vierkerniger Embryosack (Vergr. 650fach).
11. Endosperm in jüngerem Stadium (von der Seite gesehen), zweikerniges mikropylares und chalazales Haustorium. Oben rechts die Eizelle. (Vergr. 120fach.)

Tafel 2.

Stachytarpheta indica.

12. Makrosporenmutterzelle in beginnender Synapsis. Die Embryosackmutterzelle erreicht eine für die Verbenaceen ungewöhnliche Größe. (Vergr. 650fach.)
13. 4 Makrosporen. Die der Chalaza zunächstliegende entwickelt sich allein weiter. (Vergr. 650fach).
14. Reifer Embryosack. Drei kleine degenerierende Antipoden. (Vergr. 650fach.)

Priva lapulacea.

15. Einkerniger Pollen. (Vergr. 1200fach.)
16. Diakinese der Makrosporenmutterzelle. (Vergr. 1200fach.)
17. 4 Makrosporen. (Vergr. 1200fach.)

Durantha Plumieri.

18. Reifer Embryosack. Drei kleine degenerierende Antipoden. (Vergrößerung 650fach.)
19. Reifer Embryosack mit eindringendem Pollenschlauch (etwas schräg getroffen). Die Polkerne sind noch nicht verschmolzen. (Vergr. 650fach.)
20. Jüngeres Stadium der Endospermbildung. Das chalazale Haustorium ist bereits vierkernig. (Vergr. 650fach.)
21. Aelteres Stadium der Endospermbildung. Chalazaler Teil. In den Kernen sind noch je 3 Nukleolen zu erkennen. (Vergr. 1200fach.)

Tafel 3.

Callicarpa pedunculata.

22. Vierkerniger Embryosack. (Vergr. 1200fach.)

Callicarpa Giraldiana.

23. Reifer zweikerniger Pollen. (Vergr. 1200fach.)
24. Abnormer, einkernig gebliebener Pollen, dessen Volumen sich stark vergrößert hat. (Vergr. 1200fach.)
25. Embryosackmutterzelle mit den 3 degenerierenden Makrosporen. (Vergr. 650fach.)
26. Zweikerniger Embryosack mit den 3 degenerierenden Makrosporen. (Vergr. 650fach.)
27. Vierkerniger Embryosack. Die Kerne liegen hintereinander in einer Ebene. (Vergr. 650fach.)

Premna integrifolia.

28. Pollentetrade. Beginn der Einschnürung der Pollenwände nach dem „simultanen Furchungstypus". Auch in der Mitte der Pollenmutterzelle setzt die Wandbildung ein. (Vergr. 1600fach.)
29. 2 Makrosporenmutterzellen nebeneinander in Synapsis. (Vergr. 1200fach.)
30. 2 Zweikernige Embryosäcke nebeneinander. (Vergr. 1200fach.)
31. 2 Vierkernige Embryosäcke nebeneinander in beginnender Degeneration. Die Reste der 3 Makrosporen sind noch sichtbar. (Vergr. 650fach.)

Vitex Agnus-Castus.

32. Pollenmutterzelle in Diakinese. (Vergr. 1200fach.)
33. Pollenmutterzelle in Reduktionsteilung Anaphase. (Vergr. 1200 fach.)
34. Pollenmutterzelle in Reduktionsteilung Telophase. (Vergr. 1200fach.)
35. Pollenmutterzelle in homöotypischer Teilung. Die Spindeln liegen nebeneinander. (Vergr. 1200fach.)
36. Pollentetrade. (Vergr. 1200fach.)
37. Zweikerniger Embroysack schräg getroffen. Rest der Makrosporen. (Vergr. 1200fach.)
38. Vierkerniger Embryosack. (Vergr. 1200fach.)

Tafel 4.

Clerodendron incisum.

39. Oberer Teil des Emdosperms. Suspensor und die beiden haustorialen Zellen, deren Kerne bereits zerfallen (etwas schräg getroffen). (Vergr. 650fach.)

Clerodendron calamitosum.

40. Pollenmutterzelle in Synapsis. (Vergr. 1200fach.)
41. Pollentetrade. (Vergr. 750fach.)
42. Zweikerniger Pollen. Der vegetative Kern beginnt in das Zentrum einzuwandern. An der Oberfläche des Pollens befinden sich knötchenförmige Verdickungen (etwas schematisiert). (Vergr. 1200fach.)
43. Makrosporenmutterzelle. Telophase der Reduktionsteilung. (Vergr. 1200fach.)
44. Vierkerniger Embryosack jüngeres Stadium. Die Kerne liegen noch hintereinander. (Vergr. 150fach.)
45. Vierkerniger Embryosack älteres Stadium. (Vergr. 150fach.)
46. Achtkerniger Embryosack. Je 2 Kerne sind paarweise angeordnet. (Vergr. 650fach.)

Clerodendron Fargesii.

47. 2 Pollenmutterzellen in Synapsis. Spiremstadium. Umgeben von zweikernigen Tapetenzellen. (Vergr. 1200fach.)
48. Homöotypische Teilung der Pollenmutterzellen. Spindeln liegen nebeneinander. (Vergr. 120fach.)
49. Reifer zweikerniger Pollen mit starker, mit haarförmigen Gebilden besetzter Exine. (Vergr. 650fach.)

Tafel 5.

Mikrophotos.

Clerodendron incisum.

1. Unterer Teil des Embryosackes mit den beiden Synergiden. In der Mikropyle ein eindringender Pollenschlauch. (Vergr. 400fach.)

Stachytarpheta indica.

2. Synapsis der auf 4 reduzierten Pollenmutterzellen. (Vergr. 200fach.)
3. Synapsis der Makrosporenmutterzelle. Die Makrosporenmutterzelle erreicht eine für die Verbenaceen ungewöhnliche Größe. (Vergr. 750fach.)
4. 4 Makrosporen. Die der Chalaza zunächstliegende entwickelt sich allein weiter. (Vergr. 200fach.)

Priva lapulacea.

5. Endosperm. Eine große, mit Stärke gefüllte Endospermzelle umgibt die degenerierenden Haustorienzellen. (Vergr. 750fach.)

Callicarpa Giraldiana.

6. Diakinese der Makrosporenmutterzellen. (Vergr. 750fach.)
7. Heterotypische Teilung der Pollenmutterzellen. (Vergr. 750fach.)

Callicarpa japonica.

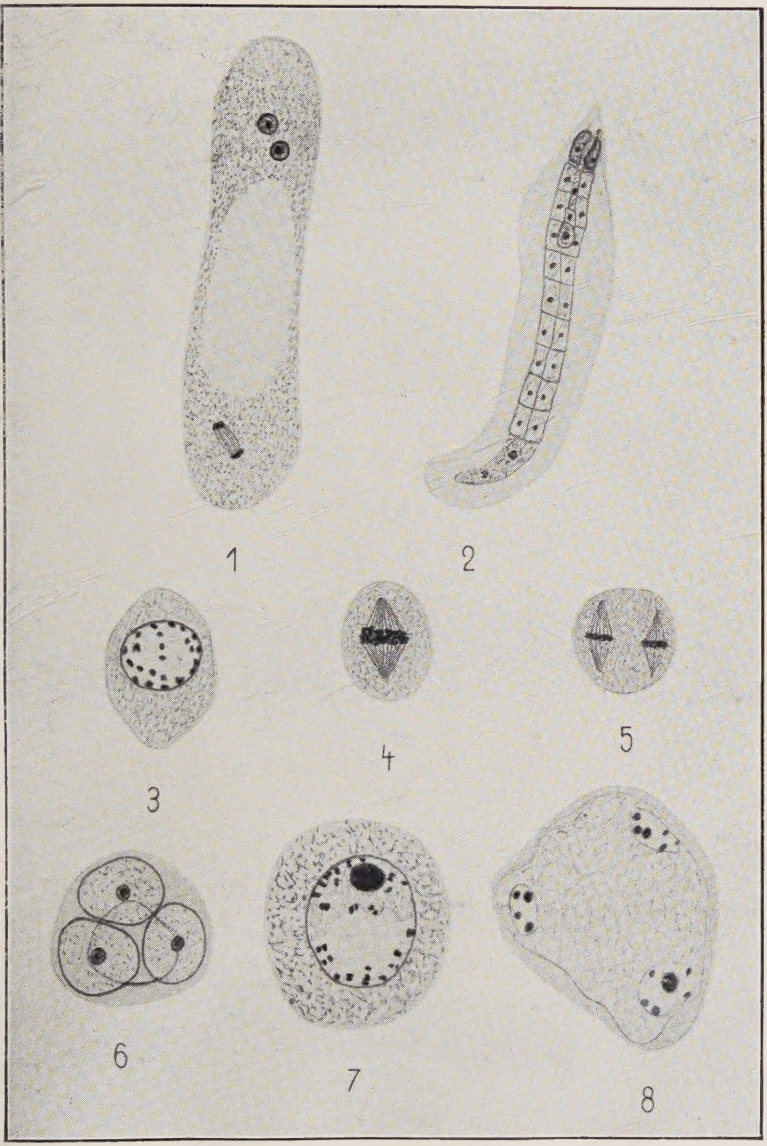
8. Degenerierender Embryosack, der mit zahlreichen Stärkekörnern angefüllt ist. (Vergr. 200fach.)

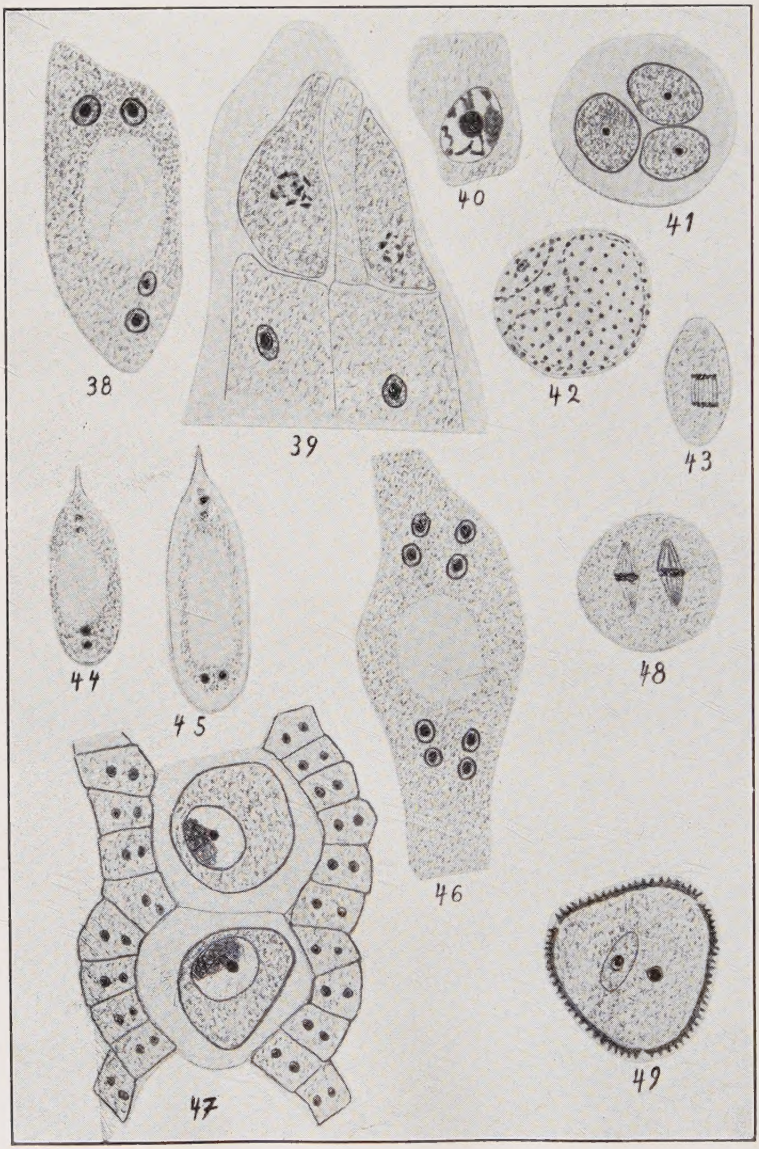
Premna integrifolia.

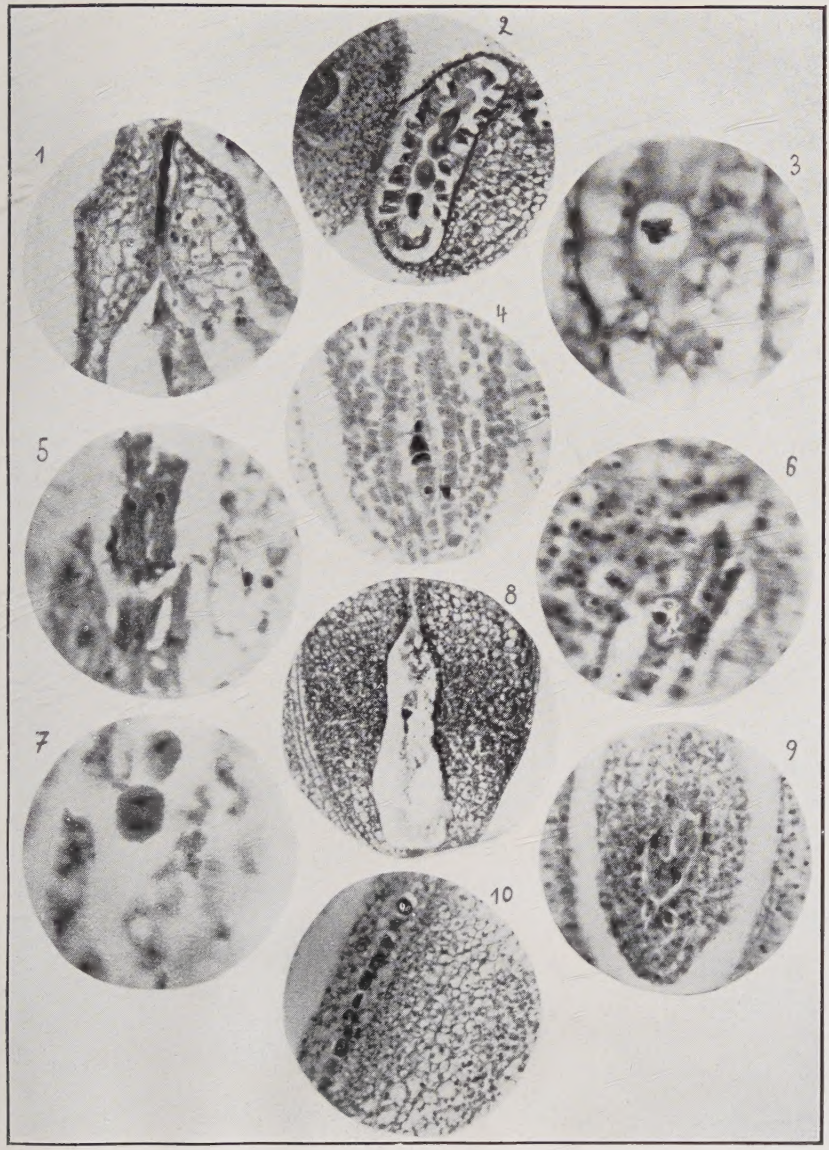
9. 2 vierkernig gewordene Embryosäcke nebeneinander in beginnender Degeneration. (Vergr. 400fach.)

Clerodendron calamitosum.

10. Synapsis der Pollenmutterzellen. Die Pollenmutterzellen liegen in einer Reihe hintereinander. (Vergr. 200fach.)


1
2
3
4
5
6
7
8


38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10